

Проф. В. СУКАЧЕВ

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

(ВВЕДЕНИЕ В ФИТОСОЦИОЛОГИЮ)

ЧЕТВЕРТОЕ ДОПОЛНЕННОЕ ИЗДАНИЕ

С 48 рисунками в тексте



BOOK
„КНИГА“

ЛЕНИНГРАД—МОСКВА

1928

Ленинградский Областлит № 48160.

Тираж 4200 экз

2-я типография Транспечати НКПС. Ленинград, ул. Правды, 15.

СОДЕРЖАНИЕ.

Введение.

Гл. I. Борьба за существование между растениями в сообществе.—Дифференциация древостоя в лесу (стр. 7).—Классификация Крафта (стр. 7).—Отмирание части стволов с возрастом в лесу (стр. 9).—Закономерности в ходе борьбы за существование в лесу (стр. 10).—Борьба за существование в травянистых сообществах (стр. 17).—Экспериментальное изучение ее (стр. 18).—Борьба между корневыми системами (стр. 20).

Гл. II. Элементы, характеризующие общественную жизнь растений.—Влияние растений друг на друга. Изменение формы растения, выросшего на свободе и в сообществе, в лесу и на лугу (стр. 23).—Развитие подроста в сообществах (стр. 26).—Ярусность сообществ (стр. 29).—Зависимость ярусов друг от друга в луговых, степных, солонцовых и болотных сообществах (стр. 30).—Ярусность в лесу и взаимная связь ярусов в лесу (стр. 39).—Смена аспектов в течение вегетационного периода (стр. 48).—Принцип наибольшего использования производительных сил местообитания (стр. 56).

Гл. III. Взаимоотношения между растительными сообществами и условиями существования.—Влияние климата на растительность (стр. 58).—Схема распределения растительности в зависимости от положения местности по отношению к полюсам и экватору и от распределения суши и морей (стр. 60).—Влияние микроклимата в степях и тундре (стр. 61).—Температура почвы и ассоциации (стр. 62).—Зависимость растительных сообществ от почвы и вообще субстрата (стр. 63).—Влияние растительных сообществ на климат (стр. 71).—Воздействие растительных сообществ на почву (стр. 80).—Рельеф и геоморфология, как фактор распределения растений (стр. 91).—Классификация факторов местообитания (стр. 99).—Понятия о биоценозе, эпиморфе и ландшафте (стр. 101).

Гл. IV. Понятие об ассоциации и ее главные признаки.—Сообщество и ассоциация (стр. 103).—Комплексы ассоциаций (стр. 111).—Открытые ассоциации (стр. 116).—Понятие о субассоциации (стр. 119).—Замещающие друг друга субассоциации и ассоциации (стр. 119).—Конвергенция ассоциаций (стр. 125).—Филогения ассоциаций (стр. 126).

Гл. V. Морфология сообществ и ассоциаций.—Видовой состав ассоциаций (стр. 127).—Количественные соотношения видов (стр. 127).—Распределение видов в сообществе и ассоциации (стр. 129).—Определение ярусов в лесных ассоциациях (стр. 131).—Фитосоциальные типы (стр. 140).—Статистический метод в фитосоциологии (стр. 145).—Понятие о константности видов ассоциации (стр. 146).—Законы конституции ассоциаций уральской школы фитосоциологов (стр. 148).—Минимальный ареал ассоциации (площадь выявления) (стр. 153).—Формула Аррениуса (стр. 154).

Гл. VI. Понятие о смене ассоциаций.—Причины смен ассоциаций (стр. 156).—Роль климата, рельефа и почвы (стр. 157).—Смены, вызываемые изменением условий существования самими же растениями (стр. 158).—

Смены среди водной растительности (стр. 159). — Смены болотных ассоциаций (стр. 160). — Смены при зарастании песков (стр. 161). — Надвигание тундры на лес (стр. 161). — Смены среди степной и лесной растительности (стр. 162). — Смена сосны елью (стр. 165). — Смены сосновых ассоциаций (стр. 168). — Смена дубовых ассоциаций еловыми (стр. 171). — Смены, вызываемые деятельностью человека и животных (стр. 180). — Автогенетические смены и их законы (стр. 186). — Заключительные и коренные ассоциации (стр. 190). — Классификация смен ассоциаций (стр. 193). — Принцип подвижного равновесия в применении к растительным сообществам (стр. 193).

Гл. VII. Классификации ассоциаций. — Эдафические, физиономические и фитосоциологические классификации (стр. 198). — Классификация еловых ассоциаций (стр. 205). — Фитосоциальные ряды (стр. 215). — Более крупные, чем ассоциация, таксономические единицы в фитосоциологии (стр. 220). — Принципы номенклатуры ассоциаций (стр. 222). — Место фитосоциологии в ботанике (стр. 224). — Из истории фитосоциологии (стр. 225).

Список литературы (стр. 228).

ВВЕДЕНИЕ.

Растительный покров любой местности редко остается однообразным на значительном пространстве. Обычно мы видим пеструю картину смены ландшафтов: лес, луг, болото и другие типы растительности в том или ином сочетании чередуются друг с другом. Однако, и эти основные типы растительности могут быть в свою очередь расчленены на ряд более мелких подразделений. Леса бывают лиственные и хвойные, луга—поемные и суходольные, болота моховые и травяные и т. п. Но и эти подразделения можно дробить далее. Даже, например, сосновые леса в пределах хотя бы одной Ленинградской губернии сильно различаются: мы имеем то сухие боры с лишайниковым покровом, то боры с густым моховым ковром, то сосняки с участием ели, то, наконец, сосну, покрывающую болото.

Таким образом растительный покров слагается из целого ряда определенных группировок растений. Эти группировки и получили ныне название растительных сообществ, а часть ботаники, изучающая их, фитосоциологии.

Эта ветвь ботаники, являющаяся одной из самых молодых, в настоящее время привлекает к себе живейший интерес, как у нас, так и за границей. Причиной этого является прежде всего то, что сельское хозяйство, главным образом своими отраслями, лесоводством, полеводством и луговодством, предъявляет все большие запросы к этой области знания. Для целого ряда практических мероприятий в сельском хозяйстве научной основой являются выводы, даваемые учением о растительных сообществах. Поэтому ныне знакомство с этой частью ботаники становится обязательным и для агронома, и для лесоведа, и для луговода, и для мелиоратора и колонизатора. Мы видим, что фитосоциология в той или другой форме входит в цикл ботанических курсов соответствующих специальных высших учебных заведений.

Но помимо того практического значения, которое фитосоциология приобретает с каждым годом все больше и больше, те замечательные достижения, которыми она, несмотря на свою молодость, уже обладает в отношении выяснения закономер-

ностей построения и жизни растительных сообществ, достижения, которые привлекают внимание и социологов, не могут не вызвать интереса всякого образованного человека.

Если и донныне русская наука в большинстве случаев отстает от зарубежной, то этого совершенно нельзя сказать относительно фитосоциологии. Работы русских ученых в этой области занимают одно из первых мест в ряду работ западно-европейских и американских исследований. Несомненно, развитию этой части ботаники в СССР содействовало, главным образом, то, что у нас и до сих пор сохранилось еще не мало мест, где можно изучать леса, степи, луга и др. типы растительности в их почти девственном виде, не измененном рукою человека.

Настоящая книжечка и имеет задачу послужить введением в изучение этой отрасли ботаники, дать общее представление о принципах построения растительных сообществ и основных законах, управляющих жизнью их. Она может быть также полезна, как введение к самостоятельному изучению растительности.

Хотя со времени последнего, 3-го издания этой книжки не прошло еще и двух лет, однако, в настоящее издание пришлось внести ряд изменений и дополнений в соответствии с тем, что сделано за это время в учении о растительных сообществах, как у нас, так и за границей.

I.

Если войти в любой лес и присмотреться к составляющим его деревьям, то можно заметить, как трудно найти хотя бы два дерева совершенно одинаковых. Мы видим, что высота деревьев, их диаметр, форма их крон и прочие признаки значительно варьируют. Оставляя в стороне больные деревья в силу повреждения их бурей, человеком или животными, а также отличия в них, вызываемые различным возрастом, мы даже среди деревьев совершенно одновозрастного леса и из одной породы состоящего найдем значительные различия. Остановим, например, наше внимание хотя бы на участке взрослого елового леса, столь характерного для лесной полосы севера Европы и Западной Сибири. Изучая деревья в отношении их высоты, толщины и степени развития кроны, мы увидим, что рядом с деревьями, которые свои кроны выносят высоко, над общим пологом леса, будут встречены деревья, как образующие в своей массе общий полог, так и более низкие деревья, не достигающие высоты общего полога и скрывающиеся под ним. Среди этих последних деревьев мы находим, как такие, которые лишь не много уступают деревьям основного полога, так и совсем низкие деревья с узкой и слабой кроной. Первое впечатление дает основание подозревать в этом случае разновозрастность древостоя. Однако, как было указано, такая картина наблюдается и в совершенно одновозрастном лесу. Мы видим, что эти различия в высоте, а вместе с тем и в толщине стволов и в мощности крон, являются лишь следствием различия общего развития деревьев. В то время, как одни деревья отличаются исключительно хорошим развитием, другие явно задержаны в нем и даже в крайних случаях доведены до отмирания.

В лесоводстве уже давно обратили внимание на это явление и даже была выработана классификация деревьев в лесу на основании относительного их развития, так называемая классификация Крафта.

Она делит все деревья на 5 классов. К I кл. относятся деревья исключительно господствующие, кроны которых расположены над общим пологом и исключительно

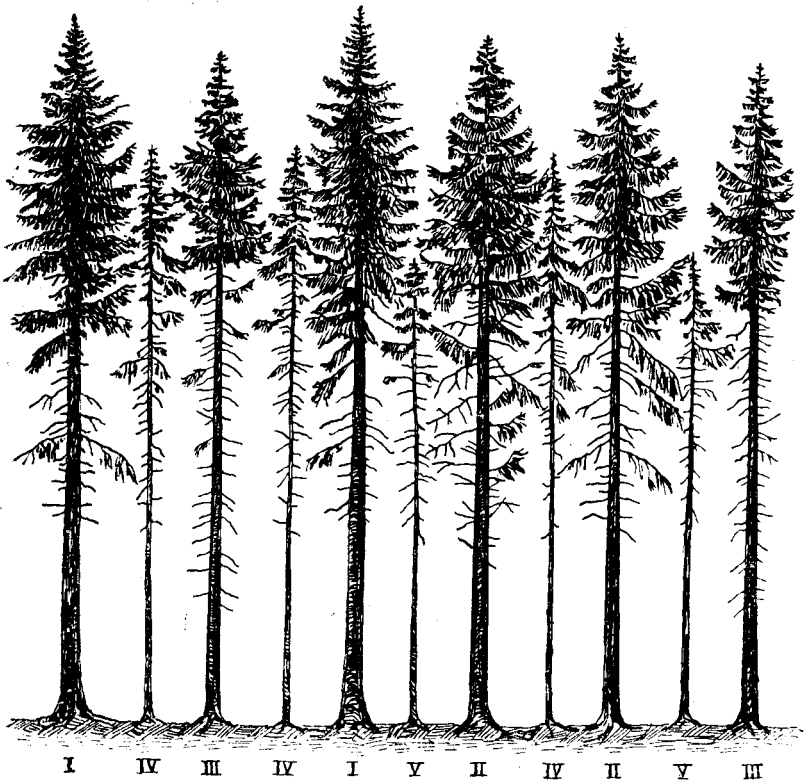
хорошо развиты; ко II кл. принадлежат деревья господствующие, они составляют основу общего полога леса, но их кроны хотя в общем и хорошо развиты, все же несколько слабее, чем у деревьев I кл.; к III кл. относятся так называемые согосподствующие деревья, входящие также в полог леса, но они уже несколько ниже по высоте деревьев II кл., их кроны хуже развиты, как бы сдавлены с боков. Деревья этого класса называют также кандидатами на угнетение. IV кл. заключает деревья заглушенные, кроны которых уже не входят целиком в общий полог, а размещаются ниже его, входя все же верхними своими частями то более, то менее в толщу общего полога леса. Кроны этих деревьев сильно сдавлены и часто односторонни, как флаг. Наконец, к V кл. относятся деревья, кроны которых целиком уже размещаются ниже общего полога. Это вполне угнетенные, отмирающие или уже отмершие деревья. Иногда последние два класса делят на подклассы: IVa—стволы заглушенные с сильно сдавленной кроной, но более или менее одинаковой со всех сторон и помещающейся еще в нижней части общего полога, и IVb—деревья с односторонними кронами и лишь верхней частью входящие в общий полог; Va—деревья еще с живой кроной и Vb—деревья с отмирающей или отмершей кроной.

Конечно, эти подразделения чисто искусственны, в действительности, между деревьями I кл. и уже отмершими из V кл. можно найти все постепенные переходы.

Спрашивается, от чего же зависит это замечательное явление, называемое дифференцировкой стволов. Чтобы на этот вопрос ответить, необходимо проследить жизнь леса с самого начала его возникновения. Для простоты возьмем участок одновозрастного леса, состоящего из одной породы.

Наблюдая вырубку или какую-либо площадь, покрывшуюся всходами древесной породы при благоприятных условиях существования, мы найдем на 1 гектаре число всходов, выражающееся в сотнях тысяч экземпляров. Так же велико обыкновенно число семян, когда лес разводится посевом или посадкой молодых всходов. Если же мы подсчитаем число стволов на гектаре во взрослом (100—150 л.) состоянии, то их найдем всего лишь несколько сот. Куда же девались те тысячи экземпляров, которые первоначально покрывали площадь? Понятно, что по мере роста деревьев, по мере того, как они требовали для себя все больше и больше пространства, часть из них неминуемо должна была погибнуть. Процесс этот приходится представить себе следующим образом. Пока деревья были маленькие, они росли более или менее изолированно, и пространства, а также влаги и питательных веществ в почве

для них всех хватало. Но по мере их увеличения они начали затемнять друг друга, их корневые системы начали сталкиваться и конкурировать из-за воды или других питательных веществ. При дальнейшем их развитии, после смыкания крон, они стали теснить друг друга и из-за пространства. В этом взаимном состязании из-за средств существования слабейшие



Фиг. 1. Распределение деревьев в сообществе по классам Крафта.

экземпляры вскоре оказывались побежденными; при этом главным моментом, влияющим на исход состязания, было отставание в высоте. Всякое начавшее отставать в своем росте дерево постепенно покрывалось кронами соседних деревьев. Это влекло за собою угнетение его соседями, отставание в высоте и захирение, вплоть до отмирания.

Поэтому число стволов на единице площади все больше и больше уменьшается. В конечном итоге оказывается, что от

первоначальных сотен тысяч всходов на гектаре остается к 100—120-летнему возрасту всего несколько сот стволов. Можно привести следующие цифры, иллюстрирующие уменьшение общего числа стволов с возрастом в сосновом лесу на супесчаной почве в Померании ¹⁾ (на 1 гектаре):

Лета.	Число стволов.	Лета.	Число стволов.
10	11.750	90	509
20	11.750	100	461
30	10.770	110	423
40	3.525	120	383
50	1.566	130	352
60	940	140	325
70	728	150	293
80	587		

Таким образом мы видим, что чем старше лесное сообщество, тем меньшее число стволов деревьев в нем остается. Это, как сказано, стоит в связи с различной потребностью деревьев в пространстве в разные возрасты, как это можно видеть на примере следующих данных для ели (см. Морозов, I. с., стр. 225).

Возраст.	Число деревьев.	Площадь поверх- ности на одно дерево в кв. м.
20 лет	23.163	0,43
40 "	3.123	3,20
60 "	1.509	6,50
80 "	971	10,30
100 "	700	14,10
120 "	596	16,90

Эти данные свидетельствуют о том, что лесное сообщество представляет собою арену жесточайшей борьбы за существование, или жизненного состязания из-за пространства, света и питательных веществ в почве. Указанная классификация Крафта есть не что иное, как наглядное выражение того влияния, какое оказала эта конкуренция на отдельные деревья. Картина всякого естественного леса со своими угнетенными стволами, задавленными и заглушенными деревьями и их трупами, либо еще стоящими, либо уже упавшими, дает нам возможность воочию наблюдать результаты этой борьбы за существование. Это явление, возникающее во всяком лесу с того момента, как сомкнутся кроны деревьев или сферы их корневого питания в почве, приводит к грандиознейшей смертности в лесу: из сотен тысяч, а иногда и миллионов всходов и мо-

¹⁾ Цитирую по Г. Ф. Морозову: „Учение о лесе“. 1924. Стр. 26.

лодых деревьев до взрослого состояния доживают только сотни, т.-е. менее, чем одна тысячная первоначально возникших деревьев остается в живых. Кому придется быть счастливыми в этой борьбе, зависит от многих внутренних и внешних причин. Во-первых, всходы, только что появившиеся из семян, уже будут отличаться друг от друга по степени своего развития, что не может не отразиться на их дальнейшем росте. Затем неоднородность условий существования, в которые попадает всход и, наконец, влияние различных вредителей, все это определяет собою перевес в борьбе за существование одних над другими.

Мы взяли для рассмотрения простой случай развития одно-возрастного, из одной породы состоящего лесного сообщества. Но из сказанного ясно, что дело не изменится, если мы будем иметь дело с разновозрастными или смешанными сообществами: будет идти процесс борьбы лишь сложнее.

Итак, мы видим, что жизнь леса есть непрерывная борьба за существование. Она лишь является частным, но необычайно показательным случаем явления, общности которого для всего органического мира так убедительно доказал Дарвин. В этой бьющей в глаза наглядности процесса борьбы за существование в лесу и лежит причина того, что это явление было открыто ранее Дарвина лесоводом Матьюсом¹⁾.

Самое же явление уменьшения числа стволов не только лесоводам было давно известно, но и хорошо ими изучено. Не останавливаясь на этом подробно и отсылая интересующихся к лесоводственной литературе, нельзя не привести некоторых общих положений, установленных лесоводами и важных для понимания жизни лесных сообществ²⁾.

Прежде всего убыль числа деревьев с возрастом на единице площади идет не одинаково быстро у различных пород, как это можно видеть из следующих данных числа господствующих стволов на 1 гектаре для трех пород:

Число деревьев на 1 гектаре.

	20 л.	40 л.	60 л.	80 л.	100 л.	120 л.
Пихта	13.250	3.053	1.347	816	569	440
Ель	6.720	2.380	1.170	755	555	465
Сосна	4.240	1.740	820	545	448	385

В общем оказывается, чем светолюбивее порода, тем быстрее идет изреживание ее, тем меньшее число стволов ока-

¹⁾ См. Морозов, Г. Ф. Дарвинизм в лесоводстве. „Лесной Журнал“. 43. 1—2. 1913.

²⁾ См. Морозов, Г. Ф. Учение о лесе. 3-е изд. 1925.

зывается в определенном возрасте на единице поверхности. Это и понятно, так как чем теневыносливее порода, тем плотнее может быть у нее древостой в сообществе.

Затем большое влияние на этот процесс имеют условия существования. С первого взгляда нужно было бы думать, что чем лучше условия существования, тем менее энергично идет борьба за существование и тем большее число стволов может уцелеть с возрастом на единице поверхности. Посмотрим, однако, что говорят данные лесоводов. Для примера приведем число стволов сосны для Ленинградской губ. при 5 различных типах условий существования (5 классов бонитета—I характеризует лучшие почвенно-грунтовые условия, а V—худшие).

	20 л.		40 л.		60 л.		80 л.		100 л.		120 л.	
	г.	у.	г.	у.	г.	у.	г.	у.	г.	у.	г.	у.
I кл. бонит. . .	5600	— 2800	950	1300	640	750	220	580	80	490	30	
II " " . . .	5850	— 3220	1190	1600	680	930	240	730	90	600	60	
III " " . . .	6620	— 3640	1410	1950	650	1200	290	830	120	700	50	
IV " " . . .	7480	— 4200	1440	2280	720	1430	350	1020	140	840	80	
V " " . . .	8400	— 4830	1570	2780	760	1750	410	1300	180	—	—	

г—господствующие, у—угнетенные стволы.

Эти данные показывают, вопреки ожиданию, что чем лучше почвенно-грунтовые условия, тем более энергично идет борьба за существование, тем меньшее число стволов остается на единице поверхности, а следовательно будет больший % погибших. Если вдуматься в это явление, то оно станет понятным.

Чем лучше среда для существования растений, тем пышнее будет развиваться каждое растение, тем ранее начнется смыкание кроны и ранее выделение угнетенных экземпляров. Затем при лучших условиях среды во взрослом состоянии каждая особь будет лучше развита и будет занимать большее пространство, но число особей будет меньше. Исследования показывают, что эта закономерность является общей для всех пород.

Если это так, то можно ожидать, что и более благоприятные климатические условия должны влиять усиливающе на убывание числа стволов с возрастом. Для иллюстрации приведем следующие данные для сосны на хороших почвах:

Число господствующих стволов на 1 десятина:

	20 л.	60 л.	100 л.	140 л.
Арханг. г.	6.250	1.420	715	500
Ленингр. г.	5.060	1.300	580	440
Сев. Германия . . .	3.838	1.007	465	340

Итак, мы можем сделать тот вывод, что чем лучше вообще условия существования для растений, тем более энергично идет жизненное состязание между ними в лесу, тем больший % убыли особей при этом происходит. Этот вывод является чрезвычайно важным для понимания жизни лесных сообществ.

Исследования затем показали, что в разные периоды жизни сообщества интенсивность борьбы за существование, выражаемая числом отмирающих стволов, не одинакова. Так, если мы посмотрим, как идет уменьшение числа господствующих стволов в сосновом лесу при лучших условиях в Ленинградской губ., то, выражая убыль стволов в % от числа стволов, бывших в начале десятилетия, получим такой ряд:

Период	20—30 л.	30—40 л.	40—50 л.	50—60 л.	60—70 л.	70—80 л.
Убыль в %	26,0	25,2	30,7	33,1	25,2	22,7
Период	80—90 л.	90—100 л.	100—110 л.	110—120 л.	120—130 л.	130—140 л.
Убыль в %	12,0	12,1	10,3	5,8	6,1	4,4

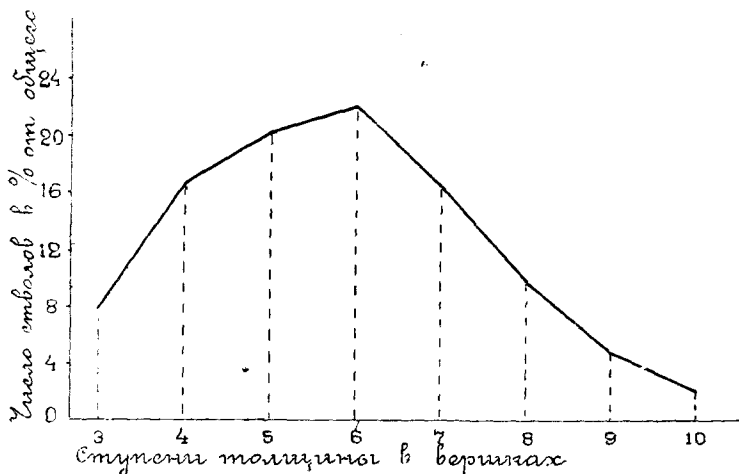
Отсюда мы видим, что намечается некоторая правильность в процессе отпада стволов, а именно, быстро возрастая с момента смыкания, эта убыль, достигнув в известном возрасте максимума (в данном случае в период 50—60 л.), затем постепенно падает. Оказывается, эта закономерность наблюдается и с другими породами и на других почвах. Здесь нельзя не видеть известной зависимости от быстроты роста деревьев; таковая также, повышаясь сначала до известного предела и достигнув кульминационного пункта, начинает снова падать.

Исследуя дальше это явление, мы увидели бы, что максимум убыли стволов у светолюбивых пород и при лучших почвенных и климатических условиях наступает раньше, чем у теневыносливых и при худших почвенных и климатических условиях. Это стоит также в связи с запаздыванием кульминационного периода роста у теневыносливых пород и при худших условиях существования.

Таким образом мы видим, что лесоводам удалось открыть целый ряд интереснейших закономерностей в ходе жизненного состязания среди деревьев в лесу.

Не менее интересная правильность замечается, если мы исследуем у большого числа деревьев колебание высот, диаметров, степени развития кроны и т. п. признаков, выражающих собою степень угнетения деревьев во взрослом состоянии. Для этого возьмем хотя бы такой признак, как диаметр деревьев (обычно измеряемый на высоте груди человека), признак легко учитываемый, и измерим его у значительного числа деревьев.

Найдем между диаметром самым малым и самым крупным всевозможные переходы. Разбив диаметры на ступени, отличающиеся, напр., на вершок или на определенное число сантиметров, найдем, как общее правило, что деревья с диаметрами, приближающимися к среднему в данном сообществе, найчаще встречаются, а деревья с наиболее крупными и наиболее малыми диаметрами будут особенно редки.



Фиг. 2. Кривая распределения числа стволов по ступеням толщины в еловом сообществе.

Для иллюстрации приведу такой пример ¹⁾. Если мы возьмем еловое сообщество со средним диаметром в 6 вершков, то тогда найдем следующее распределение числа стволов по вершковым ступеням толщины:

Число стволов на 1 десятине	Ступени в вершках:							
	3	4	5	6	7	8	9	10
В % от всего числа стволов	7,7	16,4	20,3	22,3	16,8	9,8	4,9	1,8

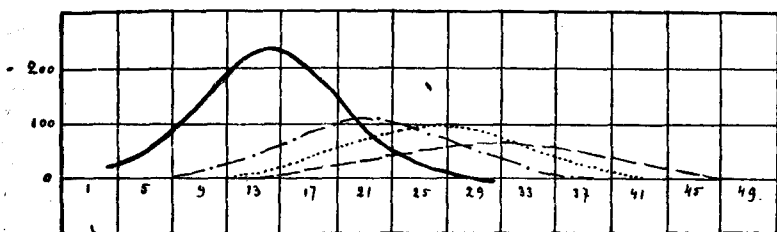
Эту закономерность можно наглядно выразить графически следующим образом. Если на оси абсцисс отложить в условном

¹⁾ Пример взят из работы А. И. Тарашкевича („Лесопром. Дело“ 1923. № 9—10, стр. 25) и А. В. Тюрина („Лесн. Хоз. и Лесопром. и Топл.“ 1924, октябрь № 1, стр. 38). В этих же журналах напечатаны и другие статьи этих авторов, дающие обильный материал по вопросу о закономерностях распределения диаметров в лесных сообществах.

масштабе ступени толщины, а на оси ординат числа стволов в каждой ступени, то, соединив полученные точки линиями, получим ломаную, приближающуюся к кривой, имеющей одну вершину и плавно спускающуюся к обеим сторонам. Если приведенный ряд изобразить таким образом, то получим следующую кривую (см. фиг. 2).

Оказывается, такой же закономерности подчинено и распределение стволов по ступеням высоты. Она наблюдается также и в высоте положения кроны, величины кроны и т. п. признаках.

Из данных финляндских ученых относительно распределения диаметров в лесных сообществах можно видеть, что



Фиг. 3. Распределение числа стволов по ступеням толщины в сосновых сообществах. На оси абсцисс отложены диаметры стволов в см, на оси ординат число стволов. Условные обозначения: — СТ., — · — · — VT, МТ, — — — ОМТ. (По Каяндеру и Ильвессало).

лучшие условия существования вызывают большую дифференциацию диаметров, как следствие борьбы за существование. Напротив, при худших размах кривой частот диаметров меньше, т.е. диаметры менее дифференцированы. Приведу данные из работы Каяндера и Ильвессало относительно распределения диаметров в сосновых насаждениях четырех типов соснового леса, где СТ (Calluna-Typ) будет с наиболее бедными почвами, далее последовательно идут VT (Vaccinium-Typ), МТ (Myrtillus-Typ) и ОМТ (Oxalis-Myrtillus-Typ), где последний отличается наиболее богатыми почвами (фиг. 3).

Таким образом мы видим, что ход борьбы за существование среди деревьев в лесу приводит к определенным закономерностям в строении сообщества из этих деревьев. В настоящее время лесоводами много сделано по изучению этого в сущности чисто фитосоциологического вопроса и ими обнаружен ряд и других закономерностей, кроме указанных выше, на которых здесь невозможно останавливаться¹⁾. Несомненно,

¹⁾ Об этом см. М. М. Орлов: „Лесная таксация“. 2-е изд. 1925. Стр. 465 и Н. В. Гретьяков. „Закон единства в строении насаждений“. 1927 г. Изд. „Нов. Дер.“ В этих книгах приведена и соответствующая литература.

дальнейшая разработка этого вопроса обещает дать очень много для уяснения всех условий, определяющих ход борьбы за существование, и ее последствий в лесном сообществе.

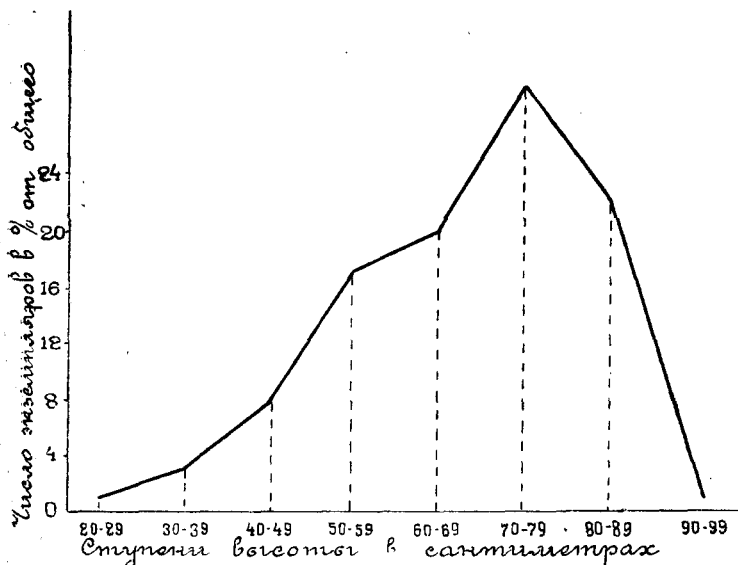
До сих пор мы имели дело с лесом. Но можно ли выводы, полученные на этом типе растительности, переносить на другие типы?

✓ Чтобы на этот вопрос ответить, прежде всего надо вспомнить, что способность к плодоношению у всех растений так велика, что каждый вид приносит семян или спор гораздо больше того количества, которое впоследствии окончательно разовьется. Из большого числа семян, высыпающихся из какой-либо коробочки, лишь самая незначительная часть дает растения, которые достигнут плодоношения, большинство же или не прорастет вовсе или, проросши, рано или поздно погибнет. Поэтому рассмотренный процесс постепенного отмирания индивидуумов в лесу должен быть представлен во всех типах растительности. Даже тогда, когда голая поверхность камня впервые заселяется лишайниками, то и сюда попадает зачатков больше, чем может развиться впоследствии растений этого вида. Развиваясь, лишайники вскоре начинают смыкаться своими слоевищами, а в дальнейшем, разрастаясь, теснят друг друга, под влиянием чего одни экземпляры лишайников вовсе отмирают, другие изменяют свою форму. Или возьмем луг. На лугу часто растительность бывает настолько густа, что на 1 кв. дециметре иногда можно найти свыше 100 стеблей, так бывает плотен травостой. Если присмотреться внимательно, то можно видеть, что наряду с вполне развитыми экземплярами здесь же попадаются и недоразвитые, отмирающие: некоторые экземпляры цветут, другие не цветут, дают лишь одни розетки листьев, а иногда только 1—2 недоразвитых листа. Они могли бы при данных внешних условиях существования развиться вполне нормально, но затенение и вообще воздействие соседних растений не дает им возможности это сделать и приводит к гибели многие экземпляры.

Хотя по отношению нелесных сообществ процесс борьбы за существование почти не изучен, но все же некоторые выводы относительно закономерностей здесь могут быть уже сделаны.

Так, если мы остановим наше внимание на каком-либо травяном сообществе, состоящем из одного растения, и посмотрим, как развиты в нем отдельные индивидуумы, то увидим, что также, как в лесу, можно найти, с одной стороны, экземпляры господствующие, с другой,—угнетенные в разной степени. Если проследить уменьшение какого-либо признака, отражающего на себе влияние угнетения, напр., хотя бы высоты стебля, то увидим, что распределение числа стеблей по

ступеням высоты будет подчиняться той же закономерности, как и высота стволов в лесу и может быть изображена сходной по форме кривой, как это сделано на прилагаемом чертеже (см. фиг. 4), где представлено распределение числа экземпляров *Sisymbrium Sinapistrum* в одном чистом сообществе, только из этого растения состоящем и наблюдавшемся на заброшенном поле в Аскания-Нова быв. Екатеринос. губ. летом 1923 г.



Фиг. 4. Кривая распределения числа стеблей по ступеням высоты в чистом сообществе из гулявника, *Sisymbrium Sinapistrum*.

Если приведенные выше закономерности процесса борьбы за существование наблюдаются как в естественном лесу, так и в разведенном, то естественно то же мы должны ожидать и искусственно созданных травянистых сообществах. Большая легкость их культивирования и более краткий срок полного развития травянистых растений позволяет более удобно их использовать для экспериментального изучения борьбы за существование, чем древесную растительность. Проведенный под моим руководством в последние годы ряд опытных работ в этом направлении дает возможность сделать следующие выводы.

Во-первых, указанная выше закономерность распределения числа экземпляров по ступеням высоты, толщины, мощности

ветвления и т. п. признаков имеет место и здесь. Затем быстрота изреживания сообщества стоит в связи также с видом растения, у одних этот процесс идет быстрее, у других медленнее. Более благоприятные почвенные условия влекут за собою более энергичное взаимное состязание, а следовательно, и большую убыль особей. Для иллюстрации этого положения могу привести такие данные.

Была культивируема в числе других растений при разной степени густоты посева на почве удобренной и неудобренной непахучая ромашка (*Matricaria inodora*). При подсчете уцелевших экземпляров в конце лета (17 августа) оказалась следующая убыль числа особей в % от первоначального числа их:

Густой посев (3 × 3 см).	{	Неудобренная делянка	5,8
		Удобренная „	25,1
Средней густоты посев (10 × 10 см).	{	Неудобренная „	0
		Удобренная „	3,1
Редкий посев (30 × 30 см).	{	Неудобренная „	0
		Удобренная „	0

Здесь ясно выделяется как влияние степени густоты, так и богатства почвы на процент убыли. Сравнительно невысокий % последней объясняется тем, что ромашка вообще хорошо выдерживает даже очень большие густоты посева.

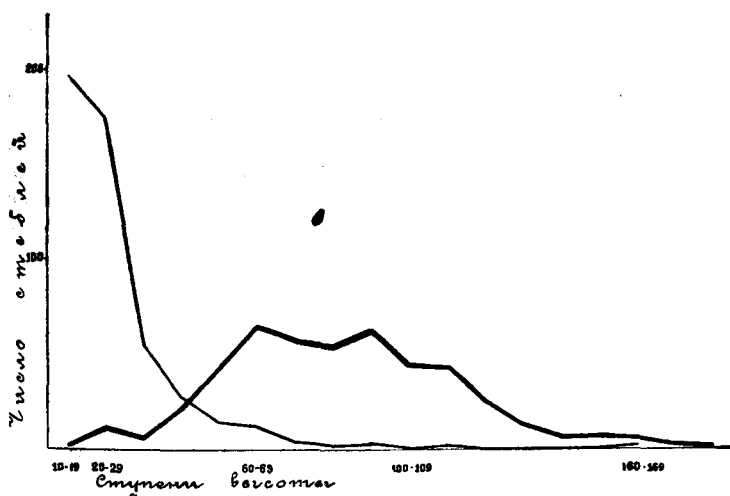
Интересные явления наблюдаются, когда мы берем сразу чрезмерно густой посев. В этом случае такой дифференциации стеблей, какая наблюдается в лесу и при посевах несколько более редких, как, напр., в приведенном примере непахучей ромашки, здесь не констатируется. Можно привести такой опыт. В большой глубокий ящик было густо посеяно обыкновенный крестовник, *Senecio vulgaris*, который дал частые, как щетка, всходы. Можно было ожидать, что в силу большой густоты между ними скоро начнется дифференциация и мы будем иметь значительный отпад экземпляров и сильное их расчленение по высоте. Однако, ничего подобного не оказалось. Вскоре же после появления всходов они все как бы сели, почти не двигаясь в рост; и только спустя около 2—3 недель начало выделяться всего несколько экземпляров, которые весьма энергично росли, ветвились и мало-по-малу стали ничем не отличаться от средне развитых обычных экземпляров этого растения. Своевременно они зацвели и затем плодоносили. Вся же остальная масса экземпляров, почти не прирастая в высоту, дала карликовые растения, которые, однако, развили по одной миниатюрной корзинке с малым числом цветков.

На выделенной к концу цветения части этого ящика в 784 кв. см были измерены под ряд все экземпляры, которых

оказалось 468 шт., т.-е. к этому времени площадь питания каждого растения была около 1,6 кв. см. Принимая ступени высоты в 10 мм, стебли распределились по ним следующим образом:

Ступени высоты.	Число стеблей.	Ступени высоты.	Число стеблей.
10—19	198	90—99	3
20—29	154	100—109	0
30—39	54	110—119	1
40—49	27	120—129	0
50—59	14	130—139	0
60—69	11	140—149	0
70—79	3	150—159	0
80—89	2	160—169	1

Мы видим, что здесь главная масса особей имела высоту от 10 до 29 мм, т.-е. колебалась в пределах 2-х сантиметров,



Фиг. 5. — Кривая распределения числа стеблей по ступеням высоты и числа корней по ступеням длины в чрезмерно-густом посеве обыкновенного кротовника — *Senecio vulgaris*. Толстая линия — кривая числа корней, тонкая линия — кривая числа стеблей. Ступени высоты в мм и соответствуют ступеням длины.

затем совсем небольшое число их чрезмерно обогнало, из которых один даже достигал 167 мм (см. фиг. 5). Таким образом, мы видим, что здесь взаимное состязание подавило почти все особи и они почти вовсе не развились, но зато на их фоне выделяется всего несколько счастливых, которые

значительно возвышаются над ними. Указанной выше дифференцировки стеблей здесь вовсе не наблюдается.

Интересно сравнить, как эта борьба за существование отразилась на корневых системах. Оказалось, что самая короткая корневая система была в 10 мм, а самая длинная в 185 мм. Беря опять ступени длины в 10 мм, получим такой ряд:

Ступень длины.	Число экземпляров.	Ступень длины.	Число экземпляров.
10—19	1	100—109	45
20—29	11	110—119	43
30—39	7	120—129	26
40—49	22	130—139	14
50—59	44	140—149	7
60—69	65	150—159	7
70—79	58	160—169	5
80—89	57	170—179	1
90—99	63	180—189	1

Этот ряд показывает, что на корневых системах взаимная конкуренция отразилась совершенно иначе. Получилась обычного вида кривая, аналогичная той, какую мы видим и для стеблей при более редком их стоянии.

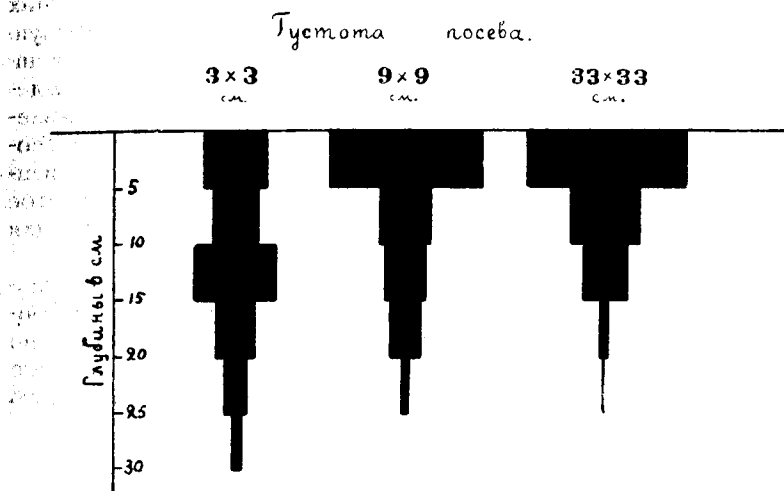
Таким образом чрезмерное сближение экземпляров, вызывающая почти общее весьма сильное подавление развития стеблей с единичными, более или менее внезапно над ними возвышающимися экземплярами, не дает такого эффекта у корней, которые у этих же экземпляров распределяются более равномерно.

Это столь различное реагирование стеблей и корней на чрезмерную густоту тем более неожиданно, что общая столь сильная подавленность стеблей несомненно зависела от конкуренции как раз корневых систем из-за воды или какого-либо другого питательного вещества, оказавшегося для них в минимуме. Второй опыт с этим же растением и затем с посевами ильма дал совершенно сходные результаты как в отношении стеблей, так и корней.

В указанных опытах с борьбой за существование у различных растений и с различными густотами выявилось еще чрезвычайно рельефно то явление, что густота посева повышает высоту стеблей, но до известного предела, что, конечно, объясняется тем, что сближение растений сперва влияет на них лишь боковым затенением, которое действует на рост стеблей, как подгон. У лесоводов это явление хорошо изучено в отношении древесных пород. При дальнейшем сближении усиливается конкуренция корней и с известной степени густоты растения начинают не получать всех необходимых им

питательных веществ из почвы, что и отражается понижением их роста. У различных растений в зависимости, с одной стороны, от их светолюбия и теневыносливости, с другой, от требовательности по отношению тех или других веществ эта критическая густота, когда она уже начинает влиять понижающе на стебли, различна.

Выше мы рассмотрели, как реагировала длина корней обыкновенного крестовника на чрезмерное сближение их. Возникает вопрос, как же влияет не столь значительное сбли-



Фиг. 6. Схема распределения объема корней каждого слоя почвы в % от общего объема корней всех горизонтов при различной густоте посева метлицы, *Arca spica venti*.

жение растений на их корневые системы. Рассуждая а priori, можно ожидать, что чем гуще стоят растения, тем более конкурируют между собою корневые системы, и, чтобы выйти из сферы интенсивного взаимного состязания, они должны стремиться уйти вглубь. Следовательно, чем гуще стоят растения (до известного предела), тем глубже должны у них заходить корневые системы.

Так ли это, показывает следующий опыт. На трех делянках с разной густотой посева метлицы, *Arca spica venti*, был послойно определен объем всех корней. Если выразить объем корней каждого слоя в процентах от объема корней во всех горизонтах, то получим данные, которые можно изобразить в виде следующей схемы (фиг. 6), можно видеть, что при густоте 3×3 см корневые системы заходят глубже и наибольш-

ший объем корней будет в 3-м слое сверху, в то время как на обеих более редких делянках максимум объема корней будет в верхнем слое. Вообще, вся схема вполне ясно подтверждает заключение, что с густотой травостоя и, следовательно, более интенсивного жизненного состязания корневая система опускается глубже.

Мы рассмотрели ход борьбы за существование в нескольких типах растительных сообществ, мы видели, что этот процесс имеет свои закономерности и проходит весьма различно в зависимости от внутренних свойств растения и внешних условий существования. Мы видели затем, какую большую роль вообще должно играть это взаимное состязание в жизни сообществ. В дальнейшем изложении мы увидим подтверждение этого, увидим, что нельзя рассматривать ни одного явления в жизни сообществ, не учитывая этого момента. И, несомненно, дальнейшее изучение этого процесса как в естественных сообществах, так и в искусственно созданном древостое или травостое обещает дать результаты, весьма ценные для фитосоциологии.

Ознакомившись таким образом с основными чертами жизненного состязания, взаимной конкуренции, которая наблюдается буквально в каждом растительном сообществе, но в различной форме и интенсивности, перейдем к рассмотрению еще некоторых других последствий этого характернейшего свойства сообщества.

II.

Сравним дерево, напр., сосны или дуба, выросшее в сообществе и на свободе, где-либо отдельно среди поля или на поляне.

Широкая, развесистая крона, опускающаяся так низко, что ее ветви можно рукой достать, характеризует деревья, растущие на свободе; небольшая, более узкая, высокоподнятая крона, образующая вместе с другими деревьями полог леса, поддерживаемый стволами без ветвей, как колоннами—таков вид кроны у дерева в сообществе. Ближайший анализ открывает нам еще целый ряд различий в особенностях этих деревьев. Так, деревья, выросшие на свободе, имеют нижнюю часть ствола относительно более толстую по сравнению с верхней, чем у дерева из сообщества. В первом случае дерево имеет ствол, более приближающийся по форме к конусу, чем во втором, где ствол более цилиндрический. Лесоводы говорят, что ствол у дерева на свободе более сбежист, а в сообществе более полнодревесен.

Затем, как уже в предыдущей главе отмечалось, деревья при одном и том же возрасте будут выше в сообществе, чем на свободе.

Все эти особенности, т.-е. форма и размеры кроны, форма, толщина и высота ствола, а также и степень очищенности от сучьев—все это находится в зависимости от степени густоты леса, т.-е., принимая во внимание сказанное в предыдущей главе, от интенсивности взаимной конкуренции.

В качестве другого примера возьмем растение, выросшее на лугу. Там нередко можно найти одно и то же растение в густой травяной заросли и где-нибудь на прогалине, вне густого травяного покрова, вне сомкнутого травостоя. Если внимательно рассмотреть его, то увидим, что все растение будет резко отличаться в том и другом случае. Растение, выросшее на свободе, более ветвится, ветви гуще расположены, побеги него растопырены, часто пригибаются к земле, все растение относительно невысоко. Листовые черешки более коротки, пластинки листьев относительно шире, листьев больше и они равномерно распределены по стеблю или же сосредоточены

в нижней части его. Напротив, экземпляры из густой заросли или, как говорят, из сообщества, отличаются сравнительно меньшей ветвистостью, ветви приподняты кверху, все расте-



Фиг. 7. Сосна, выросшая в сообществе. (Из кн. Г. Ф. Морозова).

ние выше; листовые черешки ¹⁵ длиннее, пластинки их уже, листья сосредоточены лишь вверху. [При внимательном сравнении таких двух экземпляров можно заметить и еще ряд

отличий и не только в надземных, но и подземных частях. Но уже и этого достаточно, чтобы видеть, как велика разница во внешнем виде и травянистого растения, в развитии отдельных органов у растений, выросших на свободе и в заросли, в



Фиг. 8. Сосна, выросшая на свободе.

сообществе. Фиг. 11 иллюстрирует только что сказанное. Сфотографированы два экземпляра клевера (*Trifolium hybridum*), оба выросли на лугу в Псковской губ. при одинаковых почвенных условиях. Но один (правый) рос среди густой травы,

а другой (левый) на прогалине, где ранее искусственно был уничтожен травяной покров, и растения росли, не смыкаясь своими надземными частями. Так как почвенные условия одинаковы, то описываемые различия приходится ставить в связь с влиянием совместной жизни растений, с воздействием растений друг на друга тогда, когда они растут тесной зарослью.

Таким образом, уже один внешний вид растения дает нам возможность заключить, жило ли растение в сообществе или



Фиг. 9. Дуб, выросший в сообществе.
(Из кн. Крюденера).

вне его. Подобное же мы видим и в других типах растительности: это мы встретим и в болоте, и в степи, и среди водной растительности. Всюду резко сказывается влияние растений друг на друга.

Это взаимное влияние растений друг на друга проходит через всю жизнь сообщества.

И если в сообществе отдельные всходы, как только они разовьются, еще почти не оказывают влияния друг на друга, то зато они испытывают воздействие материнского полога. Достаточно принять во внимание условия прорастания и развитие молодых деревьев в лесу под материнским пологом и на свободе, чтобы видеть, сколь различны эти условия.

На свободе прямые солнечные лучи, ветер, заморозки действуют несравненно сильнее, чем в сообществе, где верхний полог их защищает от этих неблагоприятных условий развития.

Благоприятное воздействие материнского полога, соответствующей густоты, на появление подростка и его развитие в первые годы неоднократно указывалось лесоводами. Так, напр., В. Д. Огиевский, изучая возобновление сосны в сухих борах Украины, указывает, что затеняющее влияние материнского полога оказывается в этом случае содействующим успешному естественному обсеменению и развитию всходов. Но так наблюдается в первые годы. В дальнейшем, как

указывает С. А. Самофал, это влияние материнского полога совершенно подавляется другим, именно, конкуренцией корней подроста с корнями старых деревьев. Оказывается, в этом случае наличие материнского полога влияет крайне притупляюще на рост молодняка. Насколько в данном случае сильно это притупляющее рост, как выражается С. А. Самофал, влияние состязания корневых систем, показывают следующие



Фиг. 10. Дуб, выросший на свободе. (Из кн. Г. Ф. Морозова).

цифры, приводимые им для хода роста самосева сосны под пологом материнских деревьев и на прогалинах разной величины (в каждом случае взят наиболее развитой подрост) (см. таблицу на след. стран.).

Мы видим, что на прогалине в 18,5 м радиусом, когда влияние корней материнского полога уже не сказывается, в 38 л. высота сосенок превышает более, чем в 6 раз сосенки под пологом. На прогалинах подрост превышает конусами, показывая наиболее развитые экземпляры посредине прогалины. Что в таких случаях не играет значительной роли свет, показывает приводимый С. А. Самофалом опыт с обрубанием

поверхностных корней материнских сосен, которое улучшило рост подроста.

	10 лет.	20 лет.	30 лет.	38 лет.
а) Под пологом чистого основного сообщества (130—135 лет)	0,41 м	1,23 м	2,00 м	2,60 м
б) На прогалине радиусом=8 м	0,40 "	1,38 "	3,52 "	5,30 "
в) На прогалине радиусом=10 м	0,98 "	3,17 "	5,32 "	7,15 "
г) На прогалине радиусом=15 м	1,18 "	5,36 "	10,30 "	13,00 "
д) На прогалине радиусом=18,5 м	1,80 "	7,31 "	12,80 "	15,90 "

Таким образом во все время жизни растение в сообществе испытывает разностороннее влияние себе подобных.

Мы видим, что в древесном пологе растения в силу взаимного угнетения, как следствие жизненного состязания, в конце концов дифференцируются. По степени их взаимного угнетения можно условно, как сделано это было Крафтом, разделить их на пять классов, из которых три первых класса дают группу господствующих деревьев, а два последних угнетенных или подчиненных. Ранее было указано, что степень развития крон, их форма очень различна у деревьев этих классов. Оказывается, что взаимное влияние сказывается и на плодоношении деревьев. По исследованиям А. Н. Соболева и А. В. Фомичева, если принять плодоношение у ели для деревьев I класса (исключительно господствующих, или прегосподствующих) за 100%, то плодоношение остальных классов выразится в следующих цифрах: II кл.—88%, III кл.—37%, IV кл.—0,5%, а V кл.—0, т.е. вовсе не плодоносит. Но если бы с этим сопоставить плодоношение дерева того же возраста, растущего при тех же условиях существования на свободе, мы увидели бы, что это последнее превосходит во много раз плодоношение и деревьев I класса.

Можно было бы еще продолжать анализ отличий у деревьев, растущих на свободе и в сообществе, можно было бы указать, что, напр., толщина коры у деревьев на свободе будет толще, чем в сообществе и т. п., но уже и этих примеров достаточно, чтобы видеть, что влияние растений друг на друга простирается очень далеко и захватывает самые различные стороны жизни растения.

Вообще это взаимное влияние растений друг на друга является весьма характерным свойством всякого сообщества.

В предыдущей главе мы видели, что если какое-либо растение в сообществе отстало от других в росте и попало под полог ему подобных, то оно почти неминуемо обречено на гибель. Но иное дело, если при этом индивидуумы будут принадлежать к различным видам. Если в этом случае в сообществах могут встретиться такие растения, которые, попадая под верхний полог, не страдают от затенения и других



Фиг. 11. Клевер (*Trifolium hybridum*), выросший в сообществе (справа) и на свободе (слева).

благоприятных воздействий его, но продолжают успешно развиваться дальше, если по своей природе они не могут вырости выше известной высоты, меньшей, чем высота остальных представителей сообщества, то тогда сообщество расслаивается на ряд так называемых ярусов. Такая ярусность является свойственной большинству растительных сообществ, при чем каждый ярус имеет обыкновенно свой определенный видовой состав, т.е. растения, свойственные одному ярусу, не встречаются в других ярусах.

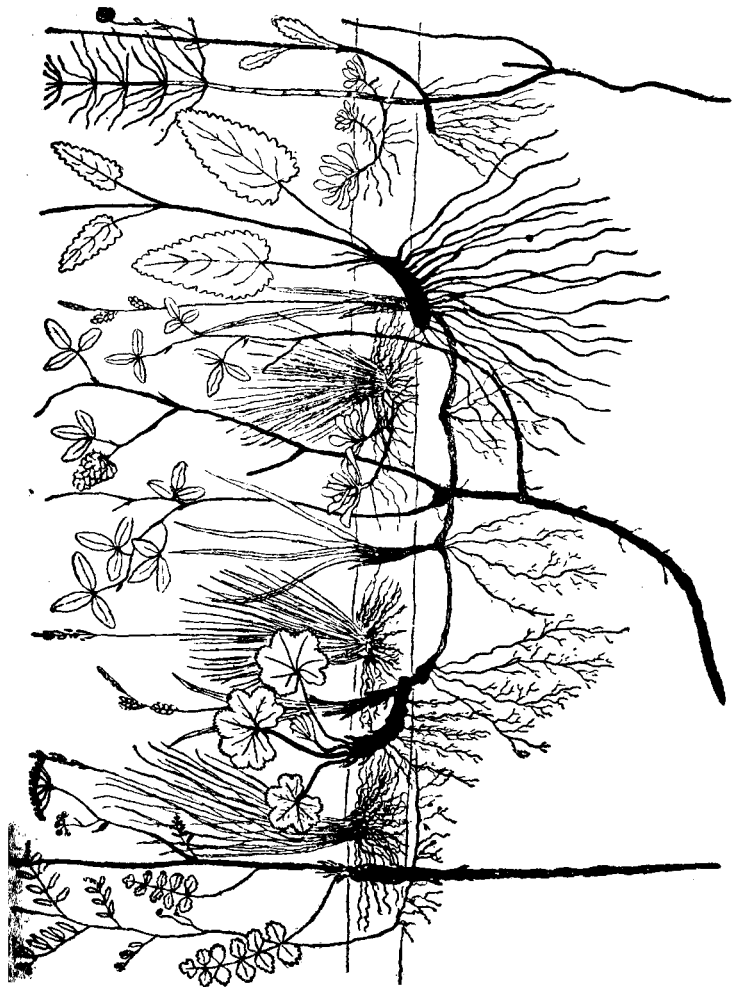
Конечно, растения верхних ярусов могут временно быть по высоте равными нижним ярусам, напр., деревья первого

яруса, образующие верхний полог, в молодости могут в известные моменты дорасти до высоты одного из нижних ярусов с тем, чтобы потом его перерастить, или в процессе жизненного состязания, как мы видели, отдельные угнетенные экземпляры могут оказаться расположенными ниже верхнего полога и соответствовать по высоте второму ярусу. В этих случаях при анализе сообщества не следует такие экземпляры причислять к нижним ярусам, а надо относить их в первом случае к подросту, во втором—к угнетенной части первого яруса. Растения распределяются по ярусам так, что более нижний ярус может выносить те неблагоприятные условия, которые создаются находящимся над ним верхним ярусом. Но верхний ярус также часто оказывает защиту, необходимую для нижних ярусов. Дальнейшее изучение показывает, что и в почве корневые системы, или, точнее выражаясь, их тонкие окончания, которые как раз и важны в отношении принятия воды и питательных веществ из почвы, в общем также располагаются ярусами; так, говоря вообще, наиболее глубоко в почву идут корни древесных пород, менее глубоко заходят корневые системы кустарников, сравнительно в более поверхностных слоях почвы помещается главная масса корней травянистых растений и, наконец, на ничтожную глубину внедряются ризоиды ¹⁾ мхов.

Собственно, настоящих одноярусных сообществ, где бы действительно растения располагались только в один ярус, в природе, повидимому, не существует; не говоря уже о лесном или кустарниковом сообществе, но и в травяном и даже моховом или лишайниковом имеется на самой почве или вообще на каком-либо другом субстрате ярус, состоящий из низших организмов. Если же говорят об одноярусном сообществе, то имеют обыкновенно в виду лишь растения, резко бросающиеся в глаза, как деревья, кустарники, травы, а также мхи и лишайники, когда последние массами произрастают. Но даже не принимая во внимание микроорганизмов почвы (т.-е. эдафон) и других низших растений, все же только при исключительных условиях, например, при неблагоприятных почвенных условиях, где вообще селится мало растений, можно найти одноярусные сообщества; одноярусное сообщество также может образоваться на молодой почве, недавно обнажившейся, которая только что начинает покрываться растениями. Но уже на лугу, например, большею частью наблюдается по меньшей мере два яруса, а нередко можно видеть и три яруса: первый—верхний, затем второй, так называемый подсед, состоящие оба из цветковых растений, и третий ярус—моховой, образующийся мхами с при-

¹⁾ Органы, играющие роль корней высших растений.

лесью лишайников. В качестве примера лугового трехъярусного сообщества можно привести исследованный Г. И. Поплавской участок луга в Псковской губ. Здесь на пойме в более возвы-



Фиг. 12. Схема строения сообщества суходольного луга в Новгородской губ.

шой и сухой части резко выделялись три яруса растительности. Верхний ярус состоял из высоких трав, у которых не слабо была развита дернина и большею частью отсутствовали бесплодные густолиственные побеги; здесь насчитано было

25 видов, среди которых господствовала трясунка (*Briza media*), ежа (*Dactylis glomerata*), тимофеевка (*Phleum pratense*), щавель (*Rumex Acetosa*), нивяник (*Chrysanthemum Leucanthemum*) и др. Второй ярус, подсед, слагался из видов, растущих более или менее плотным дерном с обильными, бесплодными, олиственными побегами, большая часть которых возвышается над почвой на 10—15 см, сюда же принадлежали и растения с лежащими или приподнимающимися побегами, а также и некоторые, хотя и прямые и неветвистые растения, но с невысокими стеблями. В составе этого яруса насчитано до 32 видов, среди которых особенно распространены: язвенник (*Anthyllis Vulneraria*), луговой клевер (*Trifolium pratense*), черноголовка (*Brunella vulgaris*), погремок малый (*Alectorolophus minor*), манжетка (*Alchemilla vulgaris*) и т. п. Наконец, на самой почве лежит рыхлый слой из мхов (*Thuidium* и *Mnium*). Здесь на небольшом пространстве уживалось вместе до 60 видов, при чем на 1 кв. дециметре насчитывалось до 45 побегов. То же можно видеть и на суходольных лугах (см. фиг. 12).

Все эти растения могли существовать здесь только благодаря тому, что они распределены ярусами, чем значительно уменьшалась их взаимная конкуренция из-за пространства и света. Как общее правило, можно сказать, что каждый ниже расположенный ярус слагается из видов менее требовательных к свету, т. е. более теневыносливых. Вообще между ярусами замечается тесная зависимость друг от друга; когда имеется густой верхний ярус, тогда уменьшается густота подседа и мохового яруса, и большая густота 1-го яруса может совершенно уничтожить моховой ярус. С другой стороны, при условиях, благоприятных для мохового покрова, может уменьшаться густота верхнего яруса и подседа. При сильном развитии верхнего яруса увеличивается затенение почвы и подсед сходит на нет. Однако, в этом явлении, повидимому, играет роль борьба не только из-за света, но и из-за питательных веществ почвы и даже влаги. Сильно же густой верхний ярус или подсед не дает развиваться даже теневыносливым мхам. Но если мхи начинают разрастаться, то это сразу пагубно отражается на развитии растений первых двух ярусов; это зависит от того, что под густым моховым покровом, куда плохо проникает воздух, почва приобретает кислую реакцию, чувствуется недостаток кислорода, и корни высших растений начинают ненормально развиваться. На моховом ковре, легко и быстро высыхающем, плохо прорастают семена, а если и прорастают, то корешки проростков не в состоянии пробиться через подушку мхов. То же можно сказать и относительно побегов от корневищ; они часто при чрезмерном развитии мохового ковра не имеют возможности выбиться из-под него

и погибают. Известная комбинация условий существования вызывает то, что развивается только один ярус травяной растительности и другой — моховой. Словом, при улучшении развития одного яруса ухудшается развитие другого и обратно. На этой прямой зависимости ярусов друг от друга отчасти и основано улучшение замесных лугов: мох сжигается, чтобы дать возможность лучше развиваться траве.

В качестве примера также трехъярусного сообщества, но особенно сильно развивается мохолишайниковый покров, можно привести майку из высокогорного пояса в Восточной Сибири (Хиренпор. Верхней таре, выше лесной границы) (фиг. 13). Здесь на пологих, а местами почти ровных местах, развивается трехъярусное сообщество такого состава: верхний ярус состоит из редких, довольно высоких массивных водосборов (*quilegia glandulosa*) и золотых розог (*Sorago Virga-aurea*), второй ярус густой, главным образом представлен плотны-



Фиг. 13. Схема трехъярусного сообщества из высокогорного пояса сев. Забайкалья.

и дернинами овечьей овсяницы (*Festuca ovina*), среди которых трапелена осока (*Carex globularis*), изящная алтайская фиалка (*Viola altaica*) и брусника. Все это поκειται на сплошном, очень мягком и толстом покрове из смеси лишайников (*Cetraria*, *Adonia*, *Stereocaulon*) и мхов (*Polytrichum*).

К луговым сообществам в смысле их строения очень близко подходит и степная растительность, слагающаяся также из двух или трех ярусов. В последнем случае, например, в черно-

земной полосе нередко можно встретить такое сообщество: под верхним пологом из ковыля (*Sfira capillata* или *St. pennata*) образуют второй ярус такие растения, как овсяница овечья (*Festuca sulcata*), тонконог (*Poa bulbosa*), колокольчик (*Campanula sibirica*), астрагал (*Astragalus Onobrychis*) и т. п. Наконец, на почве дернины мхов (*Thuidium abietinum* и *Barbula*).

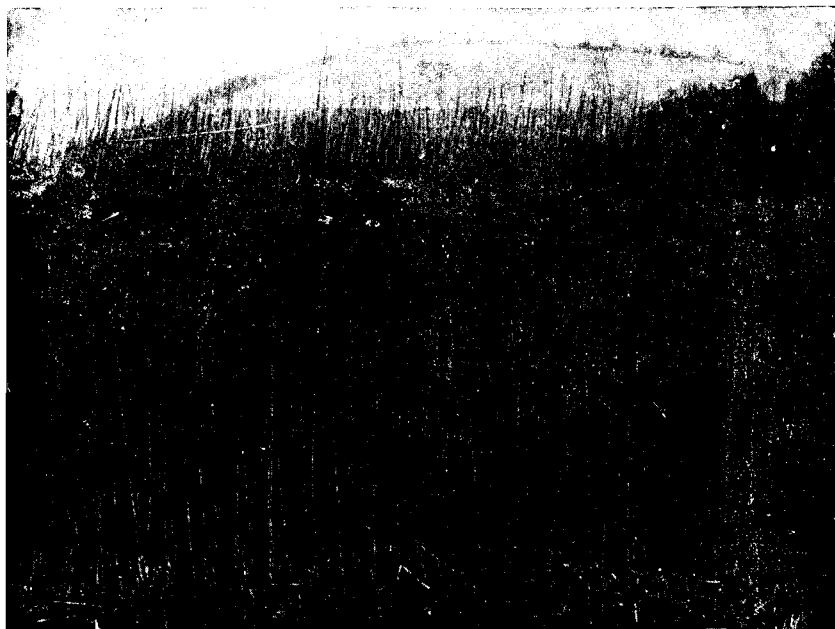


Фиг. 14. Схема двухъярусного сообщества на столбчатых солонцах в Нерчинских степях в Забайкалье.

Чрезвычайно рельефно и интересно выражена ярусность часто и среди растительности на так называемых столбчатых солонцах — своеобразных почвах, нередких у нас на юго-востоке и в южной Сибири. Так, например, на подобных почвах в Нерчинских степях развивается сообщество, хотя и настолько бедное видовым составом, что состоит всего из 2—3 видов, но отличающееся резко выраженной ярусностью, которая представлена не только в наземных частях, но и в подземных (см. фиг. 14). Большею частью верхний ярус образован здесь густой зарослью „востреца“ (*Agropyrum Pseudoagropyrum*) с корневищами, опускающимися до нижней части горизонта, так что корни заходят в обильный солями столбчатый горизонт почвы.

Второй же ярус растительности образуется густыми, как щетка, приземистыми стебельками осоки (*Carex stephulla*), корневая система которой развивается только в самой верхней части этого горизонта, так что вся она располагается в вышеуказанном, бедном солями слое. Такая двуярусность корневой системы этих растений дает возможность на одном месте

существовать двум растениям, различным по своей экологии. Вострец, судя по наблюдениям в Нерчинских степях, может выносить значительную щелочность почвы, но не мирится с бедностью почвы; осока (*Carex stenophylla*), напротив, будучи не требовательна к почве, поселяясь часто на очень бедном субстрате, избегает щелочности почвы.



Фиг. 15. Чистое сообщество хвоща, *Equisetum limosum*.

Еще более демонстративен в этом отношении факт, на который указывает Келлер; на Алтае, в Кальджирской долине, на участке с степной растительностью, в составе которой видное участие принимает ковыль (*Sipa capillata*), рос и тростник (*Phragmites communis*). Это парадоксальное на первый взгляд совместное нахождение болотного растения—тростника с степным растением—ковылем объясняется тем, что тростник приурочен своей корневой системой к более глубоким горизонтам грунта, богатым водою, а ковыль—к сравнительно сухим поверхностным слоям.

У степной и полупустынной растительности яркое распределение корневых систем представляет собою также обыч-

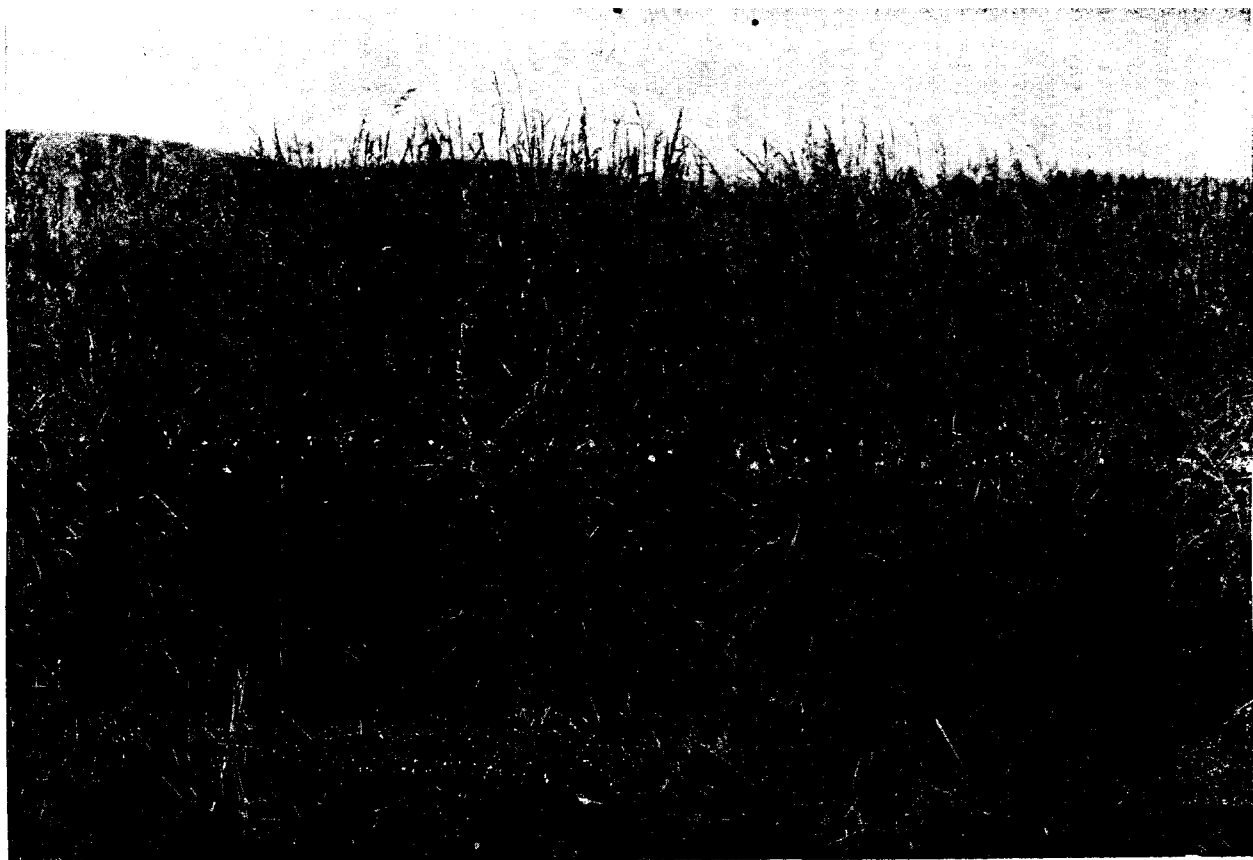
ное явление, и здесь ярусность даже выражена рельефнее, чем у надземных частей этой растительности.

У нас имеются прекрасные наблюдения на этот счет И. К. Пачоского для степи в Аскания-Нова быв. Екатерин. губ. и неопубликованные пока данные Ю. Д. Цинзерлинга и Ф. Н. Дингельштедта для сухих степей и пустынь Пишпекского уезда в Семиречье.

Если обратиться теперь к болотным сообществам, то и здесь точно также найдем тенденцию к расчленению растительности на ярусы, при чем и здесь взаимная связь между ярусами не менее рельефно выражается. Но все же среди болотной растительности чаще, чем в других типах растительности, встречаются одноярусные сообщества. Такие сообщества часто по берегам образует болотный хвощ (*Equisetum limosum*) (см. фиг. 13). На осоковом болоте также можно видеть иногда только один ярус из осок. В других же случаях под ярусом из осоки располагается моховой покров, т.-е. имеется уже двуярусное сообщество. В Восточной Сибири на заболоченных почвах часто развивается почти чистое сообщество из вейника (*Calamagrostis Langsdorffii*) (см. фиг. 16). Среди болотных сообществ можно встретить и сообщества с одним моховым ярусом, например, из гипнума (*Drepanocladus vernicosum*) и других мхов, входящих в один с ним ярус. Виды сфагнума, развивающиеся иногда при зарастании озер, также образуют сначала одноярусные сообщества. Но если рассмотреть другие болотные сфагновые сообщества, то в большинстве случаев имеется уже определенное расчленение на ярусы. Так, в одном из более простых таких случаев можно наблюдать, что на чистом и ровном сфагновом ковре имеется сплошная, густая заросль болотной шейхцерии (*Scheuchzeria palustris*); это растение коренится среди сфагнума, но листья и цветущие и плодоносящие побеги его образуют возвышающийся над мхом ярус.

То же самое можно видеть и в других сфагновых сообществах, например, когда среди сфагнового ковра развивается на отдельных кочках пушица (*Eriophorum vaginatum*) и вместе с нею в одном ярусе мелкие кустарники, как-то: подбел (*Andromeda polifolia*), кассандра (*Lyonia calyculata*) и др.

При дальнейшем развитии болота в этой ассоциации может появиться и третий ярус из сосны, которая иногда образует довольно густую заросль, так что строй ассоциации тогда будет таков: сосна, ниже пушица и мелкие кустарники и полукустарники в одном ярусе и, наконец, покров из сфагнума. Иногда может быть даже 4 яруса, когда под сосною селятся более крупные кустарники, как багульник (*Ledum palustre*), карликовая береза (*Betula nana*), голубика (*Vaccinium uliginosum*) и т. п. растения, образующие особый ярус. В старых, вполне



Фиг. 16. Почти чистое сообщество из вейника (*Calamagrostis Langsdorffii*).

развитых моховых болотах мы и имеем обыкновенно эти 4 яруса.

Присматриваясь к росту растений на болоте как травяном, так и моховом, сфагновом, можно видеть, что и здесь зависимость одного яруса от другого весьма сильна. Так, состав растений верхнего яруса в значительной степени определяется характером сфагнового покрова, который в данном случае образует отчасти и субстрат, в котором коренятся представители вышерасположенных ярусов. Чтобы иллюстрировать эту связь между ярусами, я приведу лишь некоторые примеры. Прежде всего надо указать на одно свойство сфагнома, играющее в этом отношении большую роль. Сфагнум, как известно, по мере того, как нижние части его отмирают и превращаются в торф, все время нарастает вверх, так что поверхность мохового ковра постепенно поднимается все выше и выше. Поэтому, растения, которые селятся на сфагнуме, должны обладать такими приспособлениями, которые давали бы им возможность бороться с этим обрастанием сфагнома.

И действительно, мы наблюдаем, что те растения, которые являются характерными для сфагновых болот, имеют такие приспособления. Примером такого растения может служить хотя бы уже упомянутая выше пушица (*Eriophorum vaginatum*). У нее часто корневище, почти вертикальное или наклоненное под небольшим углом, нарастает ежегодно на определенную величину, соответствующую величине годового прироста сфагнома, отчего пушица не отстает в росте от сфагнома, и ей не грозит опасность быть погребенной в слое сфагнома. Подобные вертикальные или наклоненные корневища имеются и у других болотных травянистых растений.

Может быть, наиболее рельефно эта особенность болотных растений выступает у росянки (*Drosera*), которая образует розетки листьев на поверхности мохового ковра. В начале лета округлые с длинными черешками листья росянки лежат распластанными по ковру мха, но к концу лета картина меняется: так как поверхность сфагнома нарастает, то листья оказываются уже не распластанными по ковру, а также приподнимаются немного кверху; на другой год развивается новый побег, достигающий вершины поверхности сфагнового ковра, где снова образуется розетка листьев. И так каждый год росянка нарастает на определенную величину—такую же, как и сфагновый ковер. Если росянку осторожно вытянуть, то по междузлиям между розетками листьев можно судить о скорости нарастания сфагнового ковра вверх.

Кустарники же, как, например, багульник (*Ledum palustre*), вереск (*Calluna vulgaris*), кассандра (*Cassandra calyculata*) и др. борются с этим обрастанием сфагнома тем, что стебли и ветви

долгое время растут вверх и в то же время в любом месте могут развить придаточные корни, как только они покрываются мхом. Это имеет еще и другое значение. Как увидим дальше, условия жизни на болоте таковы, что растению выгодно держать корни у самой поверхности; погружение глубоко корневой системы вызывает ее отмирание. Поэтому, понятно, что из кустарников селятся на сфагновом ковре только те, которые обладают способностью ~~давать придаточные корни~~. Кустарники же, не обладающие этой способностью, если и встречаются здесь, то чувствуют себя плохо, развиваются угнетенными и вскоре погибают.

Примером растений, не приспособленных к жизни на болоте, может служить сосна. Она хотя и часто встречается на болоте, но имеет ясно угнетенный вид. Это в значительной степени есть результат воздействия сфагнума. Корневая система сосны не может подниматься кверху по мере нарастания сфагнума, так как сосна обыкновенно не способна давать придаточных корней; поэтому, ее корневая система с возрастом оказывается погруженной все глубже и глубже в сфагнум и торф. Мало того, рост сосны на болоте находится в еще более тесной зависимости от быстроты роста сфагнового ковра, на котором она поселилась. Чем сфагнум нарастает быстрее, тем сосна чувствует себя хуже и имеет более угнетенный вид. Если же сфагнум и другие мхи развиваются медленно, то сосна менее страдает на болоте и вид ее лучше.

Этих примеров достаточно, чтобы видеть влияние сфагнового яруса на другие ярусы.

Но и обратно, сосна и кустарники, затеня сфагновый ковер и своими корневыми системами вызывая ее бугристость, не остаются без влияния на рост сфагнума.

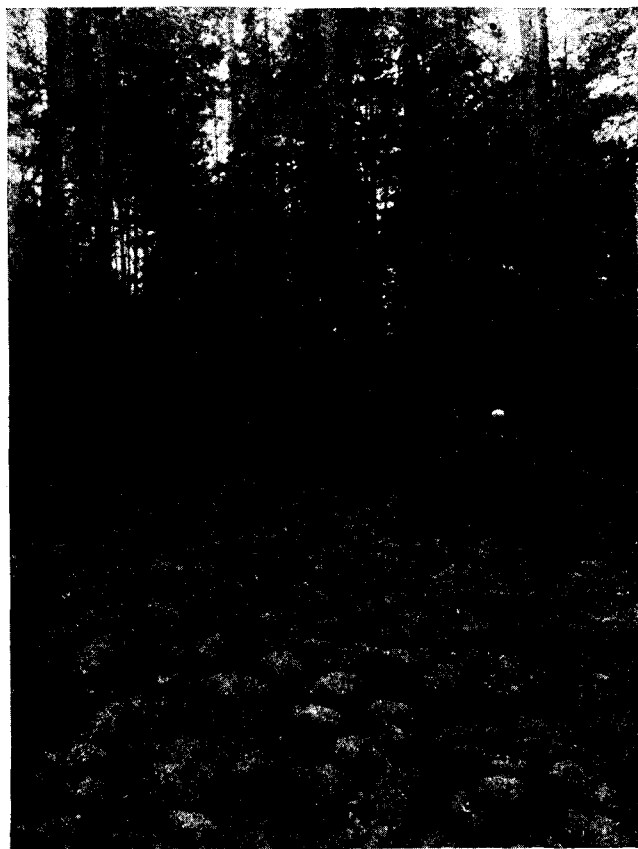
Таким образом, и на болотах мы имеем взаимное влияние ярусов, выраженное ничуть не меньше, а может быть даже больше, чем в других выше рассмотренных типах растительности.

Теперь остается рассмотреть с этой точки зрения лес.

Ярусность своего наивысшего развития достигает именно в лесу, и связь между отдельными ярусами сказывается еще резче, чем в других сообществах.

Если среди травянистой растительности мы имеем иногда одноярусные сообщества, то в лесу, по существу, одноярусных сообществ вовсе нет. Когда же лесоводы говорят об одноярусности в лесу, то делают это потому, что имеют в виду только одну древесную растительность, упуская из виду траву и мох, которые почти всегда есть в лесу. Только в самых молодых стадиях развития леса, когда молодняк еще очень густ, травяного и мохового покрова почти не бывает. Но с дальнейшим развитием, с наступлением естественного изре-

живания, сейчас же появляются травы, мхи или лишайники. Поэтому, взрослое лесное растительное сообщество всегда является по меньшей мере двуярусным. Это и будет наиболее простой случай лесного сообщества. Двуярусным сообществом развивается большая часть тогда, когда верхний ярус исклю-



Фиг. 17. Двуярусное сообщество лишайникового бора (*Pinetum cladinosum*) в Бузулукском бору Самар. губ.

чает возможность существования другого древесного яруса под ним. Буковый лес, благодаря теневыносливости бука, создает такое затенение и, вообще, такие условия под своим пологом, что растительность под ним развивается очень скудно: появляется скудный моховой покров и редкие травянистые растения. Точно также в еловом лесу почва часто столь сильно

затенена, что здесь даже мох и трава развиваются слабо. Но как в буковом, так и в еловом лесу все же почти всегда имеются, по крайней мере, два яруса.

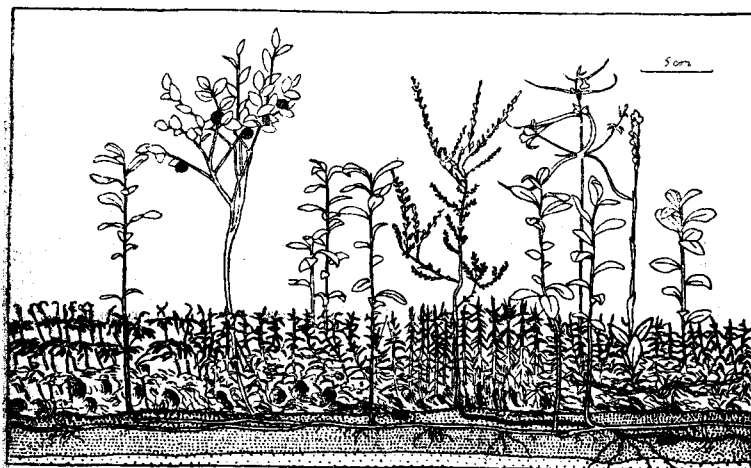
Чаще же в таком лесу выражены ясно три яруса: напр., в еловом лесу верхний ярус из ели, второй ярус из травянистой растительности и третий—из мхов. Полумрак и сырость воздуха в еловом лесу вызывают то, что представители травяного покрова построены совершенно иначе, чем ксерофитные растения, т.-е. растения, приспособленные к жизни в сухих местах. Стебли и листья здесь обыкновенно лишены



Фиг. 18. Трехъярусное сообщество мшистого бора (*Pinetum hylocomiosum*) в Бузулукском бору Самарской губ.

волосков, листовая поверхность в большинстве случаев значительно развита и пластинка листьев несет характерное для теневых растений строение. Часто эти растения являются сапрофитами, т.-е. растениями, питающимися остатками разлагающихся организмов, или полусапрофитами. Хотя в других лесах также имеются сапрофиты, но в еловом лесу они особенно часты. Сюда относятся такие растения, как коралловидный ладьян (*Corallorhiza trifida*), подъяльник (*Epipogon aphyllus*), гнездовка (*Neottia nidus avis*) и др., которые являются

вполне сапрофитами, бесцветными, питающимися на счет готовых органических веществ разлагающейся лесной подстилки. Полусапрофитами будут такие растения, как печеночница (*Ajone Hepatica*), копытень (*Asarum europaeum*) и др. Все эти растения снабжены микоризами, т.-е. корнями, одетыми на концах грибными гифами, которые и играют роль в питании этих растений. Эта склонность к сапрофитизму и полусапрофитизму представителей елового леса обыкновенно ставится

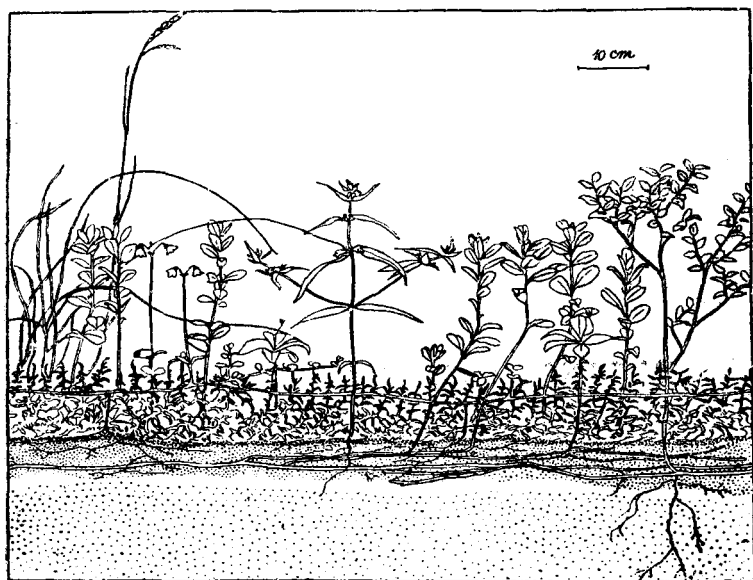


Фиг. 19. Схема ярусов в лесах с вереском и брусникой (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium Vitis idaea*, *V. Myrtillus*, *Goodyera repens*, *Melampyrum pratense* и мхи, *Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Dicranum undulatum*). По V. Kujala).

в связь с затеняющей способностью верхнего яруса; ель так затеняет почву, что для растений, под нею растущих, питание готовыми органическими веществами является очень выгодным, как компенсация недостаточно успешного питания углеродом из воздуха в силу малого количества света.

Есть еще особенность травяного покрова елового леса, которую ставят отчасти в связь с теми условиями, которые создаются под пологом этого леса. Именно, у растения здесь сильно подавлена способность размножаться семенами; размножаются же они, по преимуществу, вегетативно: корневищами, придаточными почками, клубнями и пр. Некоторые авторы объясняют это также сильным затенением и стоящим в связи с этим малым количеством насекомых под пологом таких лесов. Все это и вызывает переход растений к вегетативному способу размножения.

Сообщества елового леса большею частью построены просто, что зависит от свойств ели. Не то мы видим, если перейдем к сосновым или дубовым лесам, где определяющие ассоциацию растения другие: дуб и сосна своей экологией сильно отличаются от ели. Так, сосна более светолюбива, она пропускает через свою крону больше света, не так сильно затеняет почву. Поэтому под сосновым ярусом может развиваться более



Фиг. 20. Схема ярусов травяного и мохового ковров в лесу с господством черники (*Vaccinium Myrtillus*, *V. Vitis idaea*, *Linnaea borealis*, *Aira flexuosa*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense* и мох *Pleurozium Schreberi*). (По В. Куцала).

богатый травяной покров (фиг. 19 и 20). При наличии подходящих почвенных условий здесь могут существовать, кроме травяного покрова, и другие деревья и кустарники. Поэтому среди сосновых сообществ мы имеем не только двуярусные, но и 3, 4 и даже 5-ярусные сообщества (фиг. 17—27). Последнее встречается, когда под сосною имеется второй ярус из дуба. Ниже же его может располагаться еще ярус из кустарников (лещины, рябины, бересклета), а затем идет ярус травяной растительности и ярус мохового ковра. Точно так же и дуб, являясь более светолюбивым, чем ель и бук, обуславливает возможность развития 2, 3 и 4 яруса под своим пологом; впрочем, четыре

яруса бывает редко, большею частью 3 яруса, так как моховой покров отсутствует. В наиболее сложных дубовых лесах мы имеем такой строй: первый ярус из дуба, к которому могут присоединяться липа, остролистный клен, ясень и др. высокие деревья. Под этим ярусом располагается ярус из деревьев второй величины, как-то: яблони, груши, полевого клена и т. д., под этим ярусом — кустарники, как лещина, европейский бересклет, бородавчатый бересклет, крушина (*Rhamnus cathartica*), козья ива (*Salix Caprea*) и др. Ниже травяной покров образует четвертый ярус и, наконец, на почве мхи изредка настолько развиваются, что можно говорить об особом моховом ярусе.

Каждый из ярусов тесно связан с другими ярусами. На развитие яруса, конечно, влияют и почвенно-грунтовые условия, но об этом скажем потом. Если же исключим это влияние, то все-таки развитие и травяного покрова, и кустарников, и деревьев второго яруса будет находиться в связи с состоянием верхнего яруса. Особенно бросается в глаза эта зависимость в дубовом лесу, где большинство растений травяного покрова цветут ранней весной еще тогда, когда дуб не распустил своих листьев. Следовательно, представители травяного покрова приспособляют свое цветение к тому времени, когда еще нет сильного затенения. Такие растения, характерные для дубового леса, как хохлатка (*Corydalis solida*), пролеска (*Scilla sibirica*), медуница (*Pulmonaria officinalis*), ветреница желтая (*Anemone ranunculoides*) и многие другие, цветут ранней весной, когда дуб еще не оделся листьями.

В лесу, таким образом, зависимость нижних ярусов от верхних выражается чрезвычайно рельефно. Но и развитие верхнего яруса находится в прямой зависимости от нижних. Для иллюстрации того, как глубоко может идти влияние нижних ярусов на верхний, приведу наблюдения над развитием дубового подростка в дубовом лесу, когда имеются развитые нижние ярусы. Наблюдая за ростом дубового подростка, можно видеть, что в первый год дубки дорастают очень быстро до высоты травяного покрова, как бы стремясь в первый же год выйти из под травяного покрова и стать с ним в уровень. Следующие 2—4 года рост дубков замедляется, но они пользуются этим временем для укрепления корневой системы; а затем на 4-м или 5-м году дубки сразу дают большие побеги и достигают вышины подлеска, где снова задерживают на время свой рост. В данном случае ярус подлеска защищает верхушки дубков, пока они не окрепнут, от неблагоприятных условий со стороны заморозков, от зайцев и т. п.

Нужно принять еще во внимание, что сохранение одинакового состава верхнего яруса зависит от того, имеется ли

в достаточной мере всегда молодой подрост образующих ассоциацию древесных пород. Поэтому, если травяной покров заглушает подрост, то верхний ярус современем начнет редеть. Моховой покров также может оказывать влияние на развитие

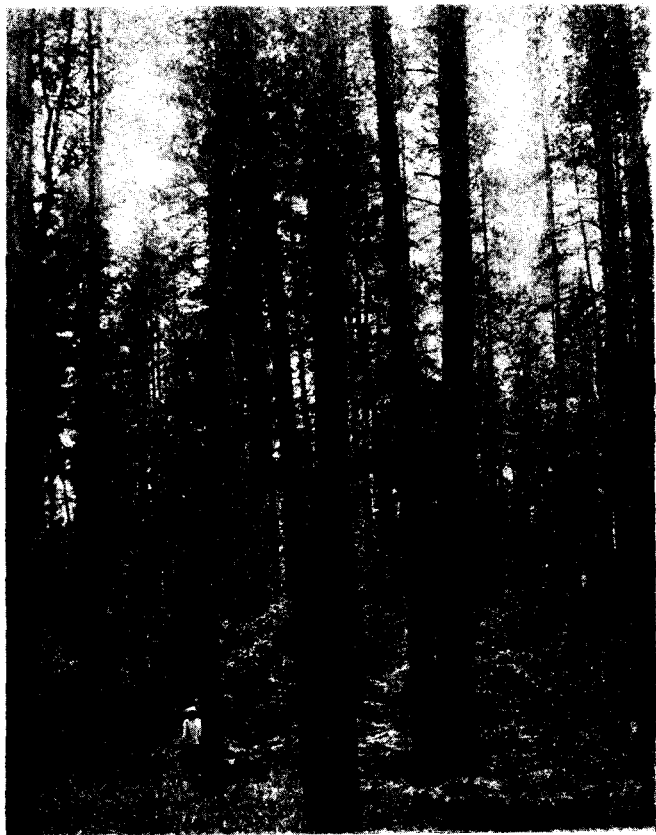


Фиг. 21. Трехъярусное сообщество соснового леса с дубовым ярусом и травяным покровом (Из кн. Крюденера).

верхнего яруса. Так, густой покров из кукушкина льна (*Polytrichum commune*) влияет неблагоприятно на появление и развитие всходов сосны и ели. Покров же из так наз. блестящих мхов (*Hylacomium proliferum*, *Pleurozium Schreberi*, *Dicranum undulatum* и др.), влияя благоприятно на развитие елового подроста, повидимому, мешает появлению и развитию подроста сосны.

О тесной зависимости ярусов в лесу можно было бы еще много сказать, но, я думаю, и этих примеров достаточно,

чтобы видеть, что те особенности, те элементы социальной жизни, которые мы отметили для травянистой растительности, еще резче выступают в лесу. Можно сказать, что лесные сообщества среди других сообществ являются наиболее высоко развитыми в социальном отношении.



Фиг. 22. Сосновый лес с редким липовым ярусом в Бузудукском бору Самарской губ. (Четырехъярусное сообщество).

Из сказанного также ясно, что сообщество складывается из однородных в экологическом смысле форм очень редко. Уже на лугу растения верховой травы, подседа и мохового яруса далеко не однородны в экологическом смысле, в лесу же это явление еще резче выражено. Можно ли говорить об однородности экологического типа растений какого-нибудь сооб-

ства соснового леса с липовым ярусом, когда в него входят, ряду с ксерофитной сосной, такие мезофиты (собственно мелюбы), как липа, папоротник-орляк (*Pteridium aquilinum*), мушанки (*Pirola secunda*, *P. umbellata*) и мхи (*Pleurozium Schreberi*



23. Сосновый лес с ярусом подлеска из кустарников (рябины, крушины и проч.). (Из кн. Крюденера).

и *Polosomium proliferum*). Поэтому сообщество может заключать в себе элементы с крайне разнообразным экологическим характером.

Таким образом ярусность сообществ, которая состоит не только в том, что растения, входящие в состав сообщества, не все одинаковой высоты, но и в том, что растения разных ярусов различны по своей экологии и в жизни всего сообщества играют каждый свою роль, является важным свойством

сообщества, вытекающим из принципа взаимодействия растений, как следствия борьбы за существование.

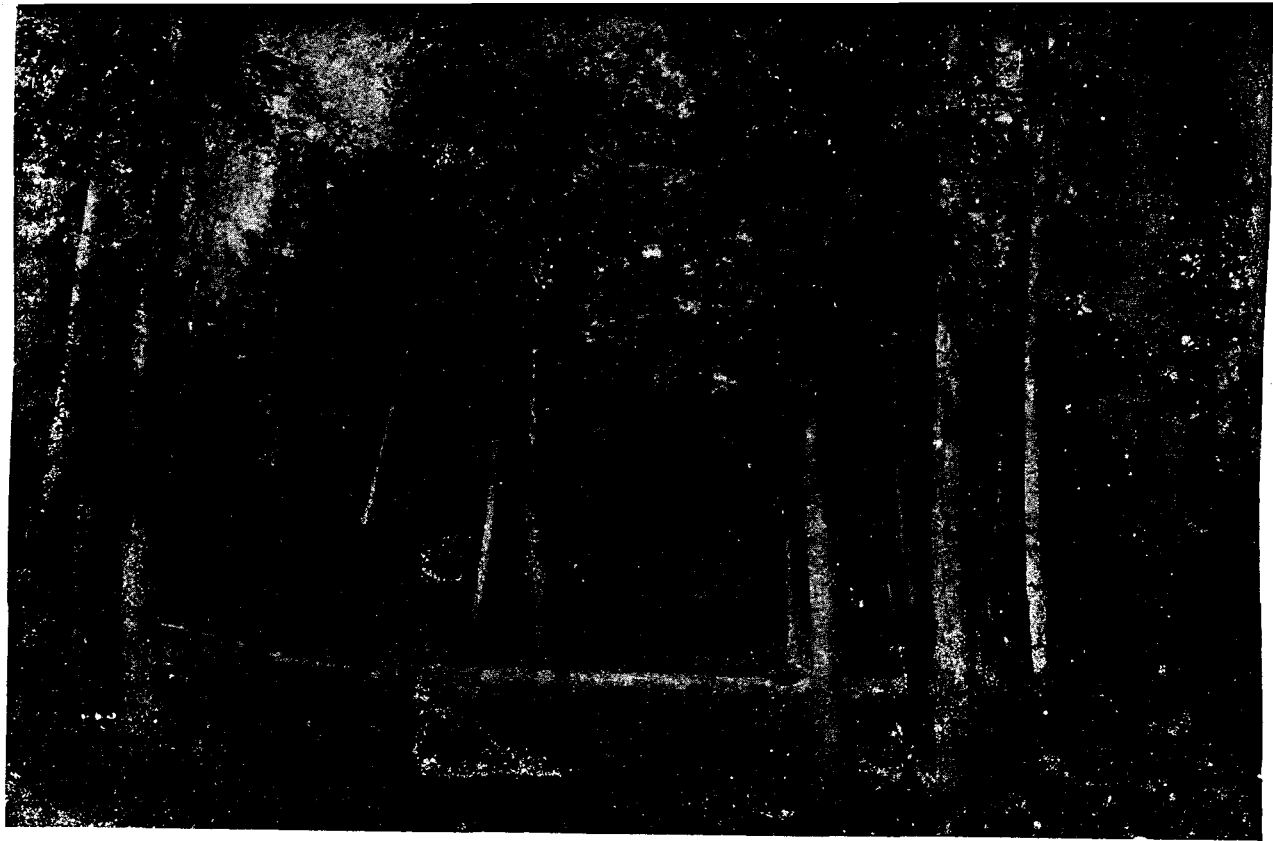
Так как сообщества растений существовали и в прежние геологические эпохи и так как указанная борьба за существование и вытекающие из нее фитосоциальные отношения имели место и тогда, то понятно, что вся эволюция растений протекала под влиянием, помимо внешних условий существования также и этих фитосоциальных отношений, но одновременно с выработкой тех и иных экологических особенностей растений и отбора подходящих к условиям данного сообщества попадающих сюда растений шла и выработка указанных взаимоотношений между растениями в сообществе. Этот исторический процесс привел к тому, что в строение сообщества вложен принцип ослабить борьбу за существование и дать возможность бок-о-бок существовать большему числу индивидуумов.

Этот принцип находит свое осуществление, помимо яркости, еще в так называемой периодической смене аспектов, т.-е. сезонном изменении сообщества.

Выше уже было отмечено, что в дубовом лесу в начале весны ясно обозначается период, когда дуб с другими деревьями еще не оделся листвою, когда большинство травянистых растений и цветет. Летом же мы видим, что уже другие растения цветут.

Прекрасно выражена эта смена аспектов в степи. Так, Танфильев для степей Старобельского у. дает следующий ход развития степи, начиная с весны до осени.

„Раннею весною, как только сойдет снег, обыкновенно не позже начала апреля, на целине можно заметить между желтыми, еще безжизненными пучками злаков густую и яркую зелень мелкого мха *Barbula*, а рядом с ним темно-зеленые, величиною с палец, прямостоящие волнистые пластинки широко распространенной в степях водоросли, *Nostoc commune*, густой щеткой покрывающей черную почву в промежутках между остатками прошлогодней растительности. На местах, где смыта почва и близка подпочва, появляются обыкновенно около середины апреля первые весенние цветущие растения. Это степной тюльпан (*Tulipa Gesneriana*) и сон (*Pulsatilla pratensis* и *P. patens*), а несколько позже крупные, шаровидные, усыпанные белыми цветами кусты катрана (*Crambe tatarica*). Местами почва бывает в это время покрыта почти сплошь мелким невзрачным *Ceratocephalus orthoceras*. К концу апреля на старобельской черноземной целине выделяются пятна мелкого, но крупноцветного степного ириса (*Iris pumila*), горюцвета (*Adonis vernalis* и *A. wolgensis*), *Potentilla opaca*, *Hesperis tristis*, *Pedicularis laeta*, *Reseda lutea*, *Viola hirta* и



Фиг. 24. Двухъярусное сообщество березового леса в Забайкалье: 1-й ярус из березы, 2-й густой травяной покров.

некоторые другие. Местами, напр., в Павловском уезде Воронежской губ. большие площади одеты роскошным степным пионом (*Paeonia tenuifolia*) или степным гиацинтом (*Hyacinthus leucorhaeus*), *Ornithogalum umbellatum*, *Anemone silvestris* и др.

Наиболее характерный и роскошный вид старобельская целина имеет в начале июня (ст. ст.), когда она одевается в сплошной голубой ковер из цветущих бабок (*Salvia pratensis*) или покрывается волнуемым на ветру серебристыми перьями ковылем, *Stipa Lessingiana*, *S. pennata*. В это же время цветут *Campanula sibirica*, *Centaurea maculosa* и *C. Marschalliana*, *Jurinea mollis* и *J. Eversmanni*, *Serratula radiata* и *S. heterophylla* и др.

Главная масса растительности состоит из злаков (*Stipa*, *Festuca*, *Koeleria*), сидящих пучками, с промежутками черной почвы между ними. Сплошного, связного дерна, подобно дерну на севере России, здесь нет.

К концу лета большинство перечисленных растений отцветает и степь приобретает общий сероватый колорит, с отдаленными друг от друга пятнами цветущих растений. Этот третий период можно назвать периодом тырсы (*Stipa capillata*), которая из всех степных растений наиболее бросается в глаза своим обликом.

Осенью на старобельской целине, кроме некоторых летних, цветут *Echium rubrum*, *Onosma echioides*, *Artemisia austriaca*, *Aster Amellus*, *Centaurea orientalis* и *C. ruthenica*, *Inula germanica*, *Linosyris villosa* и др.

Отсыхая, некоторые растения обламываются у корня и, благодаря своей более или менее шарообразной форме, легко перекачиваются ветром по степи, рассеивая по пути свои семена. Подобные „перекати-поле“ или „перекатишники“ образуют *Serratula xeranthemoides*, *Eryngium campense*, *Crambe tatarica* и *latifolia*, *Salsola Kali*, *Cera'ocarpus arenarius*, *Phlomis pungens* и некоторые другие.

К концу сентября на целине остаются почти исключительно пучки злаков, между которыми проглядывает голая почва. Но еще до снегов целина одета там, где она не служит пастбищем, высокими, теперь уже сухими пучками тырсы с плодами и целой щеткой засохших стеблей последних летних и осенних растений (*Centaurea*, *Phlomis*, *Peucedanum*, *Gypsophila*, *Statice* и др.). Среди этой мертвой обстановки неожиданно появляются, вызванные к жизни осеннею влагою, первые представители весенней флоры, мох *Barbula* и водоросль *Nostoc*, роскошно вегетирующие на целине, до выпадения снега“.

Не менее характерной является смена аспектов и на лугах. В качестве примера можно привести описание развития растительности в долине р. Барыша Симбирской губ. на притер-



Рис. 25. Трехъярусное сообщество лиственничного леса в южной части Якутии: 1-й ярус — лиственница, 2-й ярус — травяной покров, 3-й ярус — моховой ковер.

расном злаково-разнотравном лугу, даваемом А. П. Шенниковым и Е. П. Баратынской.

Они различают в цикле вегетации три стадии и 8 фаз:

Ф а з ы:	Стадии:
1. Фаза развития <i>Veratrum Lobelianum</i>	I. Разнотравная весенняя.
2. " цветения <i>Ranunculus auricomus</i> , <i>Trollius europaeus</i>	
3. Фаза цветения <i>Geum rivale</i>	
4. " " <i>Polygonum Bistorta</i>	
5. " <i>Poa pratensis</i> и др. низов. злаков	II. Злаковая летняя.
6. " <i>Deschampsia caespitosa</i> и др. верх. злаков.	
7. Фаза <i>Filipendula Ulmaria</i>	III. Злаково-разнотравная летне- осенняя.
8. " <i>Cnidium venosum</i> и увядания.	

Разнотравная стадия характеризуется массовым развитием весенних широколиственных элементов травостоя, среди которых злаки, еще не выколосившиеся, мало заметны, несмотря на их обилие. Ее первая фаза физиономически характеризуется молодыми коническими побегам чемеирыцы, резко выделяющимся на едва зеленеющем дерне, так как на каждую кв. саж. приходится 8—15 конических колони чемеирыцы, скоро достигающих до 60 см высоты и только тогда начинающих разворачивать листья. Вторая фаза — быстро переходящая, так как и развитие *Geum* с *Polygonum* происходит быстро. Однако, в конце массового цветения *Trollius* иногда достаточно резко проявляется гравилатная фаза, когда цветущий *Geum* задает тон участку. Ее прикрывает собой 4-я фаза, *Polygonum*. Она продолжается 1—1½ недели, и травостой все это время производит впечатление сплошной розовой заросли *Polygonum*. Уже в этой фазе начинают проявляться злаки, особенно *Poa pratensis*, ранее других выбрасывающий метелку: происходит переход в злаковую стадию развития.

В злаковой стадии пока различаем две фазы, мало, однако, различимые, благодаря однообразию окраски злаковых метелок. Метликовая фаза очень непродолжительна. Но во второй фазе, определяемой, главным образом, цветущими метелками *Deschampsia* и *Dactylis*, участок остается недели 2—3. В течение этого времени достигает апогея своего развития летнее разнотравье с *Filipendula Ulmaria* на главе. В злаковой стадии разнотравье на втором плане: весеннее уже отцвело, а летнее только подрастает.

Первая фаза злаково-разнотравной стадии (*Filipendula*) продолжается около двух недель в середине июля. Тогда же цветет много других двудольных. Это самая пышная и пестро-



Фиг. 26. Четырехъярусное сообщество в высокогорном поясе с.-в. Забайкалья: 1-й ярус — лиственница, 2-й ярус — кедровый сланник (*Pinus pumila*), 3-й ярус — редкий травяной покров, 4-й ярус — мохово-лишайниковый покров.

цветная фаза. Злаки тогда заканчивают цветение и начинают плодоносить, весенние растения—вянуть и отмирать. Последняя фаза этой стадии и развития травостоя вообще — фаза отцветания и плодоношения большинства двудольных и постепенного отмирания наземной массы—самая продолжительная, она тянется до наступления морозов. Рост обнаруживает лишь некоторые виды.

Такую же смену аспектов можно было бы привести и для других типов растительности.

Однако, и этого достаточно, чтобы видеть, что эта смена является характернейшим свойством растительного сообщества. Она дает возможность, с одной стороны, большому числу растений, входя в состав сообщества, не мешать друг другу, с другой—включать в него растения весьма различной экологии (ср., напр., первые весенние степные растения и растения периода ковыля и тырсы) и, наконец, благодаря этому более полно и равномерно используются условия существования. Мы видели, что это же достигается и ярусным распределением растительности. Поэтому Алексин находит возможность говорить даже о двух ярусности в сообществе: о ярусности в пространстве и ярусности во времени (смена аспектов).

В последнее время накапливается все больше данных, что среди растений одного яруса, фенологически развивающихся даже сходно, наблюдается различие во времени преимущественного потребления тех или иных элементов из почвы, чем достигается уменьшение взаимной конкуренции и также более полное использование почвенных условий ¹⁾.

Итак, во-первых, мы видим, что раз растения тесно растут и соприкасаются своими подземными или надземными частями, то сейчас же они начинают оказывать разностороннее влияние друг на друга. Это видно всюду в растительных зарослях, имеем ли простой лишайниковый покров на камне или сложное устроенное сообщество на лугу или степи, или же, наконец, такие сложные сообщества, как лесные,—всюду проникает это взаимное влияние растений друг на друга. И эти влияния далеко не всегда идут в ущерб развитию растений, напротив, часто это влияние является полезным и даже необходимым. В этих-то взаимоотношениях растений и лежит одна из характернейших черт всякого растительного сообщества. Выше я привел лишь несколько примеров подобного рода взаимоотношений, но уже и сейчас можно было бы указать на массу других проявлений этого социального элемента в растительности. Все же пока мы, можно сказать, лишь при-

¹⁾ Подробнее см. Морозов, Г. Ф. „Учение о лесе“. 1924 г. Стр. 112 и след.



Фиг. 27. Сосновый лес с липовым ярусом в Брянских лесах.

подняли край той завесы, которая скрывает от нас эту область ботанического знания. Дальнейшее изучение в этом направлении, без сомнения, откроет еще много чрезвычайно интересного.

Во-вторых, как результат всего этого, мы видим в построении сообщества стремление наиболее полно использовать производительные силы среды. К этому последнему принципу, первоначально выдвинутому Пачоским, еще добавляется им в последнее время положение, что в противоположность человеческому обществу, в основу растительного сообщества заложен принцип, имеющий в виду выгоду целого, а не составляющих его отдельных элементов.

Таким образом, растения, входящие в состав сообщества, образуют как бы одно целое, имеющее определенный строй и структуру. Это выражается наиболее наглядно в ярусности и в закономерном сложении каждого яруса. В нормальном сообществе, не измененном рукою человека, не только все ярусы между собою находятся в связи, и каждый ярус является нужным для всего целого, но и таковые же взаимоотношения наблюдаются и между видами, входящими в состав одного яруса, будем ли мы иметь травяное сообщество или лес. Однако, в этом отношении несколько отличный взгляд высказал Пачоский.

Указывая, что в лесу ярусность выражена наиболее рельефно, он говорит, что, „рассматривая социальную структуру леса в смысле социальной иерархии, заметим, что господствующее значение принадлежит самому верхнему ярусу, слагающемуся из наиболее сильных элементов, выдержавших борьбу за существование с себе подобными элементами“, все же нижележащее является лишь чем-то терпимым, не только мало нужным для элементов, над ним возвышающихся, но и обычно производящим более или менее на него отрицательное влияние, отнимая влагу из почвы. В частности, „травянистые растения здесь являются лишь злом, которое существует лишь постольку, поскольку оно устраняется с трудом“. Верхний полог, затеняя почву, тем самым угнетает травяной покров. „Помимо затенения почвы пологом из листьев, у леса есть еще одно средство защиты от ненужных ему элементов. Эта вторая защита достигается тоже при помощи листьев, но не живых, а мертвых, образующих мертвый горизонт или лесную подстилку, которая создает защитный слой, через который трудно пробиться росткам растений, а семенам трудно проникнуть в самую почву“.

С этой точкой зрения, однако, вряд ли можно согласиться. Изучение взаимоотношений между ярусами в лесу все более убеждает нас, что нижерасположенные ярусы в лесу далеко не

всегда только зло; во многих случаях, мы видели, они оказывают явное покровительство верхним ярусам и являются необходимыми для сохранения всего целого. Слой же мертвых листьев на почве лишь в исключительных случаях мешает развитию всходов травянистых растений, обычно же он удобряет лесную почву, а этим, следовательно, идет на пользу и травяной растительности. Нормальный же травяной покров часто поддерживает условия, необходимые для возобновления пород верхнего яруса. Не говорю уже о том, что именно комбинация растений разных ярусов позволяет использовать производительные силы среды наиболее полно.

III.

Мы познакомились с несколькими очень характерными чертами растительных сообществ, именно с борьбой за существование, с взаимным влиянием растений друг на друга, с ярусностью и сменой аспектов. Но я вначале уже отметил, что растения распределяются в зависимости от условий существования, по известным типам местообитания. Каждому такому типу местообитания соответствуют и определенные растительные сообщества. Это зависит от того, что между растительными сообществами и условиями существования наблюдается определенная связь. Теперь постараемся ближе познакомиться с характером этой связи. Я в данном случае не буду описывать всех тех разнообразных взаимоотношений, которые здесь наблюдаются, так как это нас завело бы очень далеко. Я только на ряде примеров постараюсь показать, что растительное сообщество тесно связано с той средой, в которой оно живет; и обратно—эта среда испытывает влияние со стороны растительного сообщества.

Среда, окружающая растение, складывается, главным образом, из климата и почвы. Поэтому мы должны выяснить отношения или, вернее, взаимоотношения между растением и климатом, с одной стороны, и почвой и растением—с другой. Останемся прежде всего на климате.

Всем, конечно, известно, что климат оказывает очень большое влияние на распределение растений. Известны целые растительные области: тундровая, лесная, или таежная, степная, пустынная, которые в основе своей обуславливаются именно климатом. Климат является фактором, определяющим почти исключительно распределение целых ботанических областей по лику земли. Почва же влияет на распределение растений, так сказать, более интимно: оно определяет, главным образом, распределение растительных сообществ уже в пределах известной климатической области.

Влияние климата на распределение растительных сообществ на равнинах сказывается в двух различных направлениях: во-первых, в зависимости от положения местности по отношению к полюсам и экватору и, во-вторых, в зависимости от распреде-

ления суши и морей. Первое влияет тем, что определяет количество тепла, получаемого данным местом от солнца. Именно ближе к полюсам тепла получается меньше и различия во временах года становятся большими. От распределения же суши и морей зависит распределение так называемых континентального и приморского климатов. Приморский климат свойственен береговым странам, континентальный же—местностям, лежащим в глубине материков. Приморский климат при достаточном тепле благоприятствует мощной и высокой растительности. Отсутствие сильных колебаний в температуре по временам года, в особенности вредного влияния морозов или сильной инсоляции, а также жары с сухостью и затем обилие влаги характеризуют свойства этого климата и благоприятно действуют на развитие растительности. Поэтому в приморском тропическом климате развиваются особые, влажные тропические леса, характеризующиеся вечно-зелеными деревьями, почки у которых вовсе не защищены чешуями, листья голые и лакированные. Цветы часто прямо сидят на стволах, последние же обычно покрыты эпифитами.

Направляясь к северу, по мере того, как климат делается более суровым, появляется необходимость в защите почек и уменьшении листьев. Но все же в таком приморском климате растут довольно успешно вечно-зеленые леса, особенно из лавровых и некоторых хвойных деревьев. Далее, к северу, находим в приморском климате лиственные леса с опадающими на зиму листьями, для которых особенно характерны такие деревья, как бук и дуб. Эти леса, однако, не простираются далеко вглубь областей с континентальным климатом. Ближе же к морскому берегу, где сильно влияние дующих с моря ветров, развивается растительность особого типа—верещатники, которые состоят из ксерофитного вида кустарников эрикоидного типа, т. е. кустарников с маленькими, свернутыми почти в трубочку листьями, главным образом, относящихся к представителям семейства вересковых. Однако, относительно верещатников существует сомнение, являются ли они естественной растительностью, не появились ли они после вырубki леса человеком.

Если же мы будем подвигаться вглубь континентов в пределах тропиков, то переходим в область лесов, которые сбрасывают свои листья в жаркое время года, а зимою, напротив, одеваются листвою. В этом выражается приспособление к перенесению летней засухи. В континентальных субтропических местностях господствуют вечно зеленые ксерофильные леса с деревьями, несущими плотные кожистые листья. Для средиземноморских стран характерны особые вечно-зеленые дубы (*Quercus Ilex*, *Quercus suber*), в Австралии—эвкалипты и казурины. Удаляясь

наглядно представлена Брокман-Ерошем и Рюбелем на следующей схеме (фиг. 28).

Но, помимо таких крупных ботанических областей, обуславливаемых климатом, роль последнего этим не ограничивается. Климат оказывает влияние и на более детальное распределение растительности. На протяжении даже небольшой местности мы в большинстве случаев все-таки заметим изменения климата, обуславливающиеся рельефом. В зависимости от направления склона, от пониженности или повышенности пункта, климат, или, как теперь говорят, микроклимат, сильно меняется. Оказывается, что в пределах даже небольшой климатической полосы этот микроклимат может оказывать большое влияние на



Фиг. 29. Приуроченность древесной растительности к северным склонам в Нерчинских степях в Забайкалье.

растительность. Достаточно обратить внимание, что не только в горной стране, а и в холмистой, северные и южные склоны резко отличаются по растительности: на разных склонах находятся совершенно различные сообщества. Влияние направления склона, напр., сказывается очень рельефно в средней России, где часто можно видеть, что в то время, как на южном склоне уже появилась растительность, на северном еще лежит снег. В переходной лесостепной полосе можно нередко наблюдать, что на северных склонах расположены леса, а на южных—степи. Так, в Жигулях, Ульяновской губ., можно видеть на северных склонах гор леса, на южных—слабо развитые сообщества, характерные для обнажений. Так же и в Забайкальской области; на южных склонах расположены травянистые степи, а на северных—кустарники из березы, ивы или даже березовые лески.

Не менее рельефно это видно и в тундре. Там в всхолмленных местах древесная растительность распределяется

островками; обычно лес ютится в таких местах, где находит себе защиту от сухих зимних ветров, где последние не так сильно иссушают его надземные части.

В этом случае также сказывается влияние микроклимата на распределение растений.

Необходимо, однако, отметить, что не всегда можно легко отличить влияние климата от влияния почвы: они часто так тесно связаны между собою, что подчас трудно установить, что в данном случае в распределении растений играет главную роль: климат или почва.

С этой точки зрения интересны данные, полученные Келлером над изучением температуры почвы в различных ассоциациях полупустыни. Здесь, на протяжении нескольких метров при едва выраженном рельефе (микрорельефе), наблюдается значительная разница в температурах почвы. А так как температура почвы существенно влияет на всасывание корнями воды с растворенными в ней питательными солями, на рост корней и, вообще, на всю их жизнедеятельность, то хотя распределение сообществ в первую очередь и определяется здесь химизмом почвы, тем не менее, вряд ли есть основание отрицать, что почвенные температуры также могут оказывать влияние на состав, строй, распределение и жизнь этих ассоциаций.

Влияние почвенной температуры особенно рельефно сказывается на растительности болот. Растительность мохового сфагнового болота является чрезвычайно своеобразной. Хотя она и бедна видовым составом, хотя здесь произрастают лишь всего каких-либо десятка два видов, тем не менее она имеет выдающийся интерес. Последний особенно зависит от ее экологии, т.е. от ее отношений к условиям существования. Дело в том, что вся растительность носит облик и строение, свойственные растительности сухих мест, т.е. она, как говорят, ксероморфна. Большинство ее представителей имеют или мелкие свернутой трубочкой листья (водяника—*Empetrum nigrum*, вереск—*Calluna vulgaris*) с устьицами только на нижней внутренней стороне, или листья кожистые, покрытые снизу волосками, восковым налетом или чешуйками. Этот ее ксероморфизм, напоминающий ксероморфизм растений сухих песков или пустыни, стоит на первый взгляд в явном противоречии с обилием воды в субстрате. Для объяснения этого кажущегося парадоксального явления было предложено несколько теорий. Из них наиболее вероятна та, которая видит объяснение этого в температурных условиях того слоя торфа, где развиваются корни. Нужно принять во внимание, что торф и живой сфагнум—очень дурные проводники тепла. Поэтому в жаркий летний день, когда температура воздуха поднимается до 30° и более по Ц., когда поверхность мохового ковра даже наощупь рукой

чень теплая, на глубине нескольких сантиметров температура сильно падает; так, см на 10 от поверхности она может быть это время в 12—14°. Таким образом, когда верхние надземные части растения будут сильно нагреваться, нижние, находящиеся в сфагнуме и торфе, будут в среде с значительно более низкой температурой. А так как скорость принятия корнями воды, так же, как и интенсивность испарения стеблями и листьями, находится в зависимости от температуры среды, поэтому корни не в состоянии столько принять воды, сколько необходимо листьям и стеблям для испарения, а потому эти последние должны быть так построены, чтобы уменьшать свое испарение. Здесь, в субстрате, на котором живут растения воды хотя и много, но она сопровождается такими условиями, которые отчасти парализуют деятельность корней, и поэтому растения здесь так же ксероморфны, как и на сухих местах. В последнем случае они страдают от физической сухости, в первом же, на сфагновом болоте, как говорят,—от физиологической. Этим, повидимому, главным образом и объясняется ксероморфизм растений сфагновых болот.

Итак, можно сказать, что каждое растительное сообщество имеет свой особенный климат. И это определяется не только тем, что каждое растительное сообщество имеет свой особый тип местообитания, но и тем, что, как мы увидим дальше, каждое растение само изменяет этот климат, преобразуя его в определенном направлении.

Если мы теперь обратимся к почве и рассмотрим ее влияние, то увидим, что это влияние бросается в глаза еще резче. Так как часто от влияния собственно почвы не отделимо влияние влажности ее и подпочвы, то эти факторы можно объединить в понятие эдафических факторов.

Я уже сказал, что климат является фактором, определяющим распределение растительности в крупном масштабе. Распределение леса, степи, тундры и пустыни определяется в первую очередь именно климатом. Но иногда и в данном случае можно видеть, что влияние почвы играет большую роль. В некоторых случаях, например, в месте контакта леса и степи большею частью можно прямо сказать, что отношения между лесом и степью определяются именно почвой. Так, во многих местах переходной полосы, в лесостепи, мы имеем одинаковый климат, и главным фактором, распределяющим растительность, является почва; неблагоприятные химические и физические свойства в известных местах мешают развитию леса и дают перевес степным сообществам. Или, например, среди лесной полосы мы встречаем песчаную флору, флору меловых обнажений, торфяные болота и проч. Все это определяется, главным образом, эдафическими факторами.

Но роль почвы не ограничивается только этим, ее влияние на жизнь сообществ гораздо глубже. Познакомимся с этой более интимной зависимостью растительного сообщества от свойств почвы и для этой цели рассмотрим несколько примеров сообществ. Даже у водной растительности, где распределение растительных сообществ зависит, главным образом, от глубины места и подвижности воды, все же сказывается, и подчас значительно, влияние характера дна. Например, два наших обычных прибрежных растения—тростник (*Phragmites communis*) и камыш (*Scirpus lacustris*), образуя часто большие заросли, распределяются в зависимости от состава дна. Первый приурочен по преимуществу к песчаному дну, второй—глинистому.

На болотах характер растительных ассоциаций так же тесно связан с субстратом, на котором они развиваются. Болотные ассоциации относятся к двум главным типам—моховым, сфагновым и луговым. В первом типе главную роль играет сфагнум, а во втором, в луговых болотах, принимает участие травяная растительность, главным образом осоки, и реже мхи из семейства гипновых (*Hypnum* и ему близкие роды). Оказывается, что тот или иной тип болота определяется именно химическими свойствами воды этих болот. Сфагнум не переносит даже незначительных количеств извести в воде, и раз вода богата известью, то развивается луговое болото без участия сфагнама. Мало того, разные виды сфагнама различно относятся к извести и поэтому даже в пределах мохового болота характер растительности будет определяться количеством растворимой в воде извести. Так, по данным Пауля, *Sphagnum rubellum* отмирает, когда в литре воды содержится 77 миллиграммов извести (CaCO_3), *Sphagnum papillosum*—при 89 мгр, *Sphagnum medium*—при 134 мгр. Другие виды уже менее чувствительны к извести, например, в литре воды должно быть свыше 223 мгр извести, чтобы сфагнум (*Sphagnum acutifolium*) начал отмирать. Обыкновенно он и встречается в сообществах, где известь, хотя и в небольших количествах, но может присутствовать, например, в лесных болотах. Еще менее чувствительным является сфагнум (*Sphagnum recurvum*), который переносит до 312 мгр извести и поэтому растет в самых различных сообществах. Напротив, вышепоименованные, особенно чувствительные к извести виды, произрастают только на глубоких, старых моховых болотах, на их более возвышенных частях, где сфагнум питается только водою атмосферных осадков. Отсюда можно видеть, как иногда ничтожное изменение в химизме субстрата сильно отражается на растительности.

Если мы перейдем к лугу, то и здесь можно видеть, что каждое сообщество является тесно связанным с эдафическими условиями. В первую очередь в данном типе растительности

приходится поставить влияние влажности почвы: она определяет как состав сообщества, так и его строй. Но здесь играет роль не только влажность, но и другие физические и химические свойства ее. Их влияние, однако, все же является уже подчиненным первому.

Приведу несколько примеров из исследования Короткого в Псковской губ.

Там, на небольшой территории в одном и том же районе наблюдался целый ряд различных сообществ, из которых каждый тесно связан с определенными эдафическими условиями. На наиболее сухих, песчаных местах развивается ассоциация с преобладанием нивяника (*Chrysanthemum Leucanthemum*), кульбабы (*Leontodon autumnalis*, *L. hastilis*); первое растение является господствующим и определяет собою характер сообщества. Моховой ярус из лугового мха (*Hylacomium squarrosus*) развит довольно значительно.

Переходя на несколько более влажные местообитания, видим, что нивяника уже несколько меньше, кульбаба (*Leontodon autumnalis*) уступает место васильку (*Centaurea Jacea*); получается другое сообщество, и это вызывается лишь сравнительно небольшим увеличением влажности. Если же параллельно с этим произошло и выщелачивание почвы—вынос солей из верхних горизонтов и оподзоливание ее, то характер сообщества меняется значительно резче: нивяник (*Chrysanthemum Leucanthemum*) и василек (*Centaurea Jacea*) исчезают и сменяются белоусом (*Nardus stricta*) и сивяком (*Succisa perezorsa*); эти растения являются на наших лугах господствующими. Чем выше становится луг, тем больше примешивается к нему богатных растений: осоки, ситники (*Juncus*) и т. п. На высохшем луговом торфянике господствует щучка (*Deschampsia caespitosa*) и осоки (*Carex Goodenoughii*), которые при наличии особенно сильной влажности уступают таким растениям, как полевая собачья (*Agrostis capina*), осока желтая (*Carex flava*) и др. Таким образом, на небольшом пространстве, в пределах одного луга, можно наблюдать целый ряд сообществ, тесно связанных условиями существования.

Относительно зависимости состава и строя луговых сообществ от эдафических условий можно сказать следующее. Две основных группы луговых сообществ, поемные и внепоемные, суходольные, определяются прежде всего своими почвенными условиями; почти ежегодное заливание поемных лугов полыми водами постоянно обогащает почву питательными веществами и не дает слишком уплотняться верхнему слою. На суходольных же лугах, расположенных вне речных заливов, с каждым годом почва беднеет; с одной стороны, постепенное выщелачивание почвы, с другой—ежегодное сено-

кошение травы, при котором увозится с луга почти весь урожай, затем большею частью постепенное уплотнение верхнего слоя почвы, в особенности, когда производится пастьба,—все это приводит к тому, что на поемных лугах растительность встречает несравненно более благоприятные условия для своего развития. Поемные луга поэтому в общем отличаются более богатым видовым составом травостоя и слабым развитием мохового яруса; напротив, на суходольных лугах особенно часто развиваются в изобилии мхи при общем более бедном травостое. Но и в пределах этих двух главных подразделений лугов можно видеть, что большая влажность почвы ведет к упрощению сообщества, начинают брать решительный перевес только немногие виды, иногда сводясь к одному виду, и развивается один ярус в ущерб другим, сообщество стремится сделаться чистым и одноярусным. Сухость же почвы, связанная часто на лугах с песчаностью, ведет к обогащению видового состава травостоя и усложнению строя, конечно, лишь до известных пределов; расчленение на ярусы выступает рельефнее. Обедненность почвы питательными веществами благоприятствует развитию мхов в ущерб травяной растительности. Вообще, можно сказать, что весь строй лугового сообщества, распределение растительности по ярусам, видовой состав каждого яруса и степень его развития,— все это зависит от почвы. Она, главным образом, определяет исход борьбы за существование между видами и этим определяет весь строй сообщества.

Не менее рельефно эта зависимость между характером сообщества и свойствами почвы выражается в степной полосе. Для иллюстрации этого я позволю себе привести несколько примеров из наблюдений в Нерчинских степях Забайкальской области.

Здесь местами почти равнинная, местами слабо всхолмленная степь не строго однородна в почвенном отношении. Засоленность почвы, обычная для степей, далеко не везде одинакова. Если здесь в почвах мало растворимых хлористых и серно-кислых солей, то зато почвы в значительной степени щелочны. И вот, то большая, то меньшая выщелоченность степи, следовательно, меньшая или большая щелочность почвы и вызывает появление нескольких сообществ степной растительности. Наиболее засоленные места, так называемые, столбчатые солонцы, заняты особенно бедною растительностью: всего 2—4 растения образуют здесь (описанное выше на 34 стр.) простое сообщество (вострец — *Agropyrum Pseudo-agropyrum*, степная осока — *Carex stenophylla*). Не столь засоленные места с равнинным рельефом уже отличаются значительно большим разнообразием растительности, к вострецу присоединяется

особый мятлик (*Poa attenuata*), остролодочник (*Oxytropis pugiophylla* и др. виды его), цимбария (*Cymbaria dahurica*) и др. растения. Почвы же еще более выщелоченные на несколько более холмистых местах характеризуются уже довольно пестрым растительным покровом, но без значительного господства отдельных видов; травостой значительно гуще. Здесь уже много и степных злаков, среди которых растут ковыль, типчак (*Festuca ovina*) и др., а также бобовых растений. Это сообщество разнотравной степи. Идя еще дальше в сторону меньшей засоленности, встречаем степь ломоносовую, где господствует ломонос (*Clematis angustifolia*). По более холмистым местам с еще более выщелоченной почвой развивается своеобразная степь с господством особого зонтичного (*Phlojodicarpus dahuricus*) и сложноцветного — сибирской пижмы (*Tanacetum sibiricum*). Плоские же широкие понижения, с почвой несколько более влажной и достаточно выщелоченной, заняты степью лилейной, получившей название от одной лилии — *Nemerocallis minor*. Сюда можно прибавить еще сообщество кустарниковой степи, покрытое невысокими кустиками особой небольшой березки (*Betula Gmelini*) и некоторых ив, занимающее самые выщелоченные места. Уже издали, при взгляде на степь, сизоватый цвет фона выдает присутствие вострещовой степи на сильно щелочных почвах; пестрая, не однородная и изменчивая по окраске разнотравная степь указывает на меньшую засоленность. Белая степь во время цветения ломоноса отмечает еще более выщелоченные места. Сплошные желтые поля лилейной степи будут свидетельствовать о более влажной почве, а серо-зеленая зонтичная степь и темная зелень кустарниковой степи (ерников) будут говорить об очень сильной выщелоченности почвы.

И в других степях та же тесная связь сообществ с почвой выступает всюду рельефно.

Что касается лесного типа растительности, то, благодаря сложности большинства лесных сообществ, почва имеет возможность еще разностороннее проявить свое воздействие на жизнь сообщества.

Я останавлиюсь лишь на нескольких примерах, чтобы иллюстрировать сказанное.

Еловый лес обыкновенно рисуется темным, мрачным, с бедной растительностью, где под пологом елей растет только мох и скудная трава. Большинство еловых лесов действительно имеет такой характер, но в некоторых местах эти леса имеют совершенно другой строй. У нас, на севере Европейской России, еловые леса обычно растут на почвах, сильно оподзоленных, бедных, почему и сообщества являются построенными крайне просто. В некоторых же более южных и восточ-

ных местах, хотя бы, например, в Брянских лесах, в северной части Пензенской и в некоторых других губерниях восточной части Европейской России, а также возле Дудергофа, Ленинградской губернии, еловые леса находятся на почвах более богатых, с большим содержанием извести. Здесь еловые сообщества принимают совершенно другой характер. В то время, как северные леса построены, вообще, просто: в них почти отсутствует подлесок, или он очень редок, и не густ травяной покров, но зато более или менее сильно развит моховой покров,—ельники на породах, содержащих известь, построены уже совершенно иначе. Благодаря богатству почвы, здесь развивается густой подлесок из лещины, липы, бересклета, рябины и других кустарников; ниже располагается травянистая растительность также иного состава, чем обыкновенно в еловых лесах, сюда уже проникают представители дубрав, моховой же покров развивается слабо. (Более подробно о еловых лесах и их зависимости от почвенных условий см. ниже).

Не менее наглядно выступает влияние почвы при рассмотрении сосновых сообществ.

Сосна является породой менее требовательной к почвенным условиям, нежели ель. Поэтому сосновые леса по преимуществу приурочены к песчаным и супесчаным почвам, но встречаются, кроме того, на торфянистых почвах и редко на суглинистых и даже глинистых. И вот, в зависимости от условий местообитания, сосновые леса могут быть разделены на следующие группы:

1. Рельеф холмистый, чаще всего в виде высоких или пологих дюнных всхолмлений, почвы сухие и бедные, песчаные — *Pineta cladiosa*, боры-беломошники (лишайниковые боры). Все они характеризуются сплошным лишайниковым покровом по преимуществу из видов *Cladonia* (*C. rangiferina*, *C. alpestris*, *C. silvatica*), *Cetraria islandica* и др. и редким и невысоким травяным покровом из ксерофитных форм, отсутствием сколько-нибудь развитого подлеска, разве встречаются негусто растущие кусты *Cythisus biflorus* и *Genista tinctoria* и верхним пологом из одной сосны низких бонитетов (III—IV), т. е. плохого роста с более или менее плохо очищающимися, часто корявыми стволами.

2. Рельеф более или менее развит, места хорошо дренированные, почвы мало богатые — *Pineta hylacomiosa*, сосняки-зеленомошники. В дюнных районах занимают чаще всего склоны или неглубокие котловины между дюнами. В других местах то более, то менее равнинные или холмистые места. Почвы по сравнению с предыдущей группой прежде всего влажнее и большею частью несколько богаче, но все же почвы достаточно бедны. Для всей группы характерны: сплош-

ной моховой покров из *Pleurozium Schreberi*, *Hylocomium proliferum*, *Rhitiadelphus triquetrus*, *Ptilium Crista castrensis* и пр., негустой травяной покров, в котором мы имеем частью представителей из ельников, частью несколько форм, по преимуществу здесь встречающихся, как грушанка, *Pirola chlorantha*, *P. umbellata*, *Lycorodium complanatum* и др., последний, впрочем, част и в группе *P. cladinosa*. Подлесок отсутствует или же редкий и, главным образом, из вышеназванных кустарничков. Древостой из чистой сосны, реже с единичной березой.

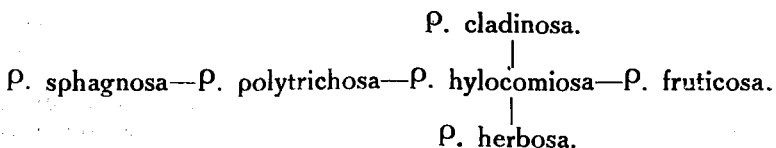
3. Рельеф менее развит, места более слабо дренированные, почвы несколько заболачивающиеся. — *Pineta polytrichosa*, сосняки долгомошники. Характеризуются далее ушедшим заболачиванием, сплошным покровом из кукушкина льна и более плохим ростом сосны.

4. Рельеф равнинный или дно котловин, места не дренированы, почвы заболочены. — *Pineta sphagnosa*, сфагновые сосняки. Характеризуются настолько далеко ушедшей стадией заболачивания, что имеется уже сплошной сфагновый покров. Рост сосны очень плохой.

5. Рельеф разнообразный, почвы обильно увлажнены, но застаивания воды нет — *Pineta herbosa*, сосняки густотравные. Эти сосняки, характеризующиеся относительно значительной влажностью почвы, а вместе с тем и большею частью некоторым увеличением ее богатства, широко распространены. Они отличаются более лучшим ростом сосны, густым травяным покровом, слабым развитием мохового ковра и редким или отсутствующим подлеском.

6. Рельеф разнообразный, почвы очень богатые, часто близко подходят к поверхности известняки или мергеля. — *Pineta fruticosa* — кустарничные сосняки. Характеризуясь особенным богатством почвы, они отличаются и богатством своей растительности. Древостой состоит из сосны, под которой иногда развивается второй подъярус из дуба или липы, иногда встречается примесь и других широколиственных пород. Подлесок сплошной и хорошо развит. Травяной покров обычно обильный и разнообразный и включает уже представителей из широколиственных лесов. Моховой же слабо развит.

Эта зависимость сосновых лесов от условий существования может быть представлена в виде следующей схемы:



В этой схеме сосняки-зеленомошники занимают среднее место. В вертикальном ряду мы видим сверху вниз частью увеличение влаги (проточной) частью и некоторое обогащение почвы. В горизонтальном ряду налево от *P. hylacomiosa* имеем последовательное увеличение влаги (застойной) заболачивание, а направо—обогащение почвы. В вертикальном ряду улучшение роста сосны идет сверху вниз, в горизонтальном же — слева направо.

Итак, на примере сосновых сообществ прекрасно можно видеть, какая тесная зависимость существует между сообществом и почвенными условиями.

В дубовых лесах эта же тесная зависимость сообществ от эдафических факторов также резко выражена. У нас в лесостепной части дубняки могут быть расчленены на следующие четыре крупные группы, оставляя в стороне другие более мелкие: 1) дубняки пойменные, 2) дубняки нагорные, покрывающие высокие правые берега рек и заходящие на соседние водоразделы, 3) дубняки баерачные, покрывающие склоны степных балок и 4) дубняки подборовые, растущие на почвах супесчаных по краям сосновых боров. Каждая эта группа, имея особые рельефные и почвенные условия, характеризуется и особыми сообществами, отличающимися как в отношении состава их растительности, так и расчленения на ярусы и вообще их строя. И в пределах каждой из этих пяти групп различные сообщества, в свою очередь, тесно связаны с почвенными условиями, но уже с более тонкими их различиями. В качестве примера можно указать, что А. А. Хитрово в Канзасских нагорных дубравах различает три типа сообществ.

I. На темно-серых суглинках водораздельных плато обыкновенно произрастают дубовые сообщества следующего характера: верхний ярус образует старый дуб (возраст 150—180 лет), второй ярус состоит из клена остролистного, ильмовых пород, изредка липы и рябины, и, наконец, редкий подлесок образует лещина. Травяной покров характеризуют следующие формы: главный фон составляет папоротник (*Struthiopteris germanica*), в значительном количестве встречается сныть (*Aegopodium Podagraria*), реже другие растения, как перелеска (*Mercurialis perennis*), будра (*Glechoma hederacea*), ясменник (*Asperula odorata*) и проч.

Наиболее роскошно из перечисленных растений развит папоротник (*Struthiopteris*), являющийся в данном районе весьма характерной формой для темно-серых суглинков; на прогалинах этот один из красивейших папоротников образует целые сплошные заросли.

II. На серых суглинках развиваются сообщества такого строя: верхний ярус образует старый дуб, во втором ярусе

мы находим ильмы, клены и липу, обыкновенно в следующем отношении: ильмы— $5/10$, клены— $4/10$, липа— $1/10$, изредка липы бывает и больше. Подлесок, средней густоты, образует главным образом лещина, к которой местами примешивается в очень небольшом количестве бересклет, рябина и черемуха. Травяной покров состоит из следующих форм: сныть (*Aegopodium Podagraria*), звездчатка (*Stellaria Holostea*), ясменник (*Asperula odorata*), перелеска (*Mercurialis perennis*), хвощ лесной (*Equisetum silvaticum*), медуница (*Pulmonaria officinalis*) и др. Папоротник, *Struthiopteris germanica*, реже и хуже развит.

III. На подзолах первый ярус образует редкий, более плохого роста, дуб; второй ярус резко выражен, в нем обильна липа; подлесок более редок—из лещины, бересклета, жимолости и черемухи. Травяной покров также более редок; *Struthiopteris germanica* вовсе отсутствует. Особенно обилен ясменник (*Asperula odorata*).

Намечая эти сообщества, мы отметили лишь конечные результаты влияния почвы на сообщества леса; если бы мы проанализировали ближе это влияние, то увидели бы, что это влияние отражается сильно на всех сторонах жизни сообществ, оно определяет весь ход борьбы за существование растений внутри сообществ.

Итак, из рассмотрения всех этих примеров мы видим, что растительные сообщества, будут ли это просто устроенные, как болотные, степные и луговые, или более сложно организованные, как лесные, все равно находятся в самой тесной зависимости от климатических и эдафических условий.

Но оказывается, что и само сообщество влияет на условия своего местообитания. Оно само видоизменяет среду и создает определенные как климатические, так и почвенные условия внутри себя. Поэтому можно сказать, что каждое сообщество имеет свой собственный климат, так наз., фитоклимат, определяющийся в значительной степени составом и строем самого же сообщества.

Познакомимся на нескольких примерах ближе с влиянием растительных сообществ на условия местообитания, т.-е. на почву и климат.

Сначала остановимся на влиянии на климат. Чтобы не входить в частности и не вдаваться здесь в детали этого вопроса, укажу только на некоторые более крупные случаи воздействия растительных сообществ на климат.

Если мы имеем какую-нибудь почву, занятую травяной растительностью, почву хотя бы луговую, то уже *à priori* должны допустить, что на поверхности почвы, без травяного покрова и с травой, климатические условия будут различны. Не только температура, но и количество осадков, проникающих в почву,

будет иное, потому что часть осадков при травяном покрове будет задерживаться листьями и испаряться.

Влажность воздуха, как и влажность почвы, будет также изменяться на покрытой и непокрытой травой почве; количество солнечных лучей, проникающих к почве, будет также различно.

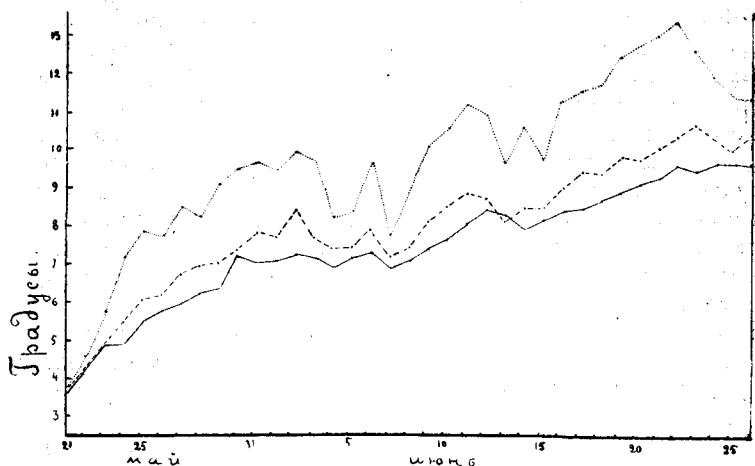
Действительно, можно привести целый ряд данных, непосредственно показывающих, что эти априорные предположения вполне оправдываются. В литературе, как русской, так и иностранной, собрано много цифрового материала о влиянии растительности на климат.

Но часто влияние растительности на климат выражается в более сложных формах, особенно—на температуру и влажность воздуха.

Например, если имеем травяную заросль и свободную от нее поверхность почвы и будем измерять температуру на разных высотах от поверхности почвы днем и ночью, то заметим, что поверхность травы есть точка перегиба кривых вертикальных распределений температур как в дневные часы, когда преобладает инсоляция, так и в ночные, когда берет перевес излучение тепла; но днем на поверхности травяного покрова наблюдается максимум температур, ночью же здесь будет минимум. Это тем яснее выражено, чем гуще растительность. Над поверхностью почвы, лишенной растительности, такого перегиба нет, кривая плавно возрастает или убывает от поверхности почвы вверх (см. работы Любославского, Рудовица). Влажность воздуха, как абсолютная, так и относительная всегда значительно больше над травой, чем над голой почвой. Распределение ее по слоям будет также иное в этих двух случаях. Что условия освещения и действие ветра будут различны в травяном покрове и вне его, это очевидно само собою.

Для иллюстрации приведу следующий пример. На Княжеской станции по исследованию луговой растительности в Новгородской губ. в нескольких сообществах суходольного луга были организованы температурные наблюдения. Для изучения того, как влияет растительность на температуру, были проведены параллельные одновременные наблюдения в трех пунктах: в сообществе не нарушенном, в сообществе, в котором был удален моховой ковер, и на совершенно оголенной от растительности площадке. Оказалось, что температура как воздуха в нижних слоях, так и почвы значительно отличалась. Особенно рельефно это сказалось на температуре почвы. Приводимый график изменения температуры на глубине 10 см ясно это иллюстрирует. Мы видим, что наиболее высокая температура на оголенной площадке, а наиболее низкая в сообществе с нетронутой растительностью (см. фиг. 30).

Для иллюстрации фитолимата сообществ в температурном отношении я приведу еще данные, полученные на той же Княжесворской станции для шести сообществ суходольного луга: 1) т. наз. „сухое разнотравье“—сообщество, развитое на ровных, слегка сухих местах, где травостой редкий и низкий, но моховой ковер сильно развит, 2) так. наз. „влажное разнотравье“—сообщество, занимающее также ровные



Фиг. 30. Кривая хода температуры почвы на суходольном лугу при ненарушаемом покрове (нижняя линия), с удаленным моховым покровом (средняя линия) и на оголенной от всей растительности площади (верхняя линия).

места, но несколько более влажные, с более высоким и немного более густым травяным покровом, но еще с более толстым моховым ковром, 3) склон, на S обращенный, занятый травостоем, сходным с „сухим разнотравьем“, но еще более редким и низким и более тонким слоем мха, 4) сообщество на пойме, состоящее из высокого густого травостоя без мохового ковра, 5) низина с густым осоковым сообществом с моховым покровом из видов мхов группы *Hurpaseae*, и, наконец, 6) низина, занятая сфагновым болотцем, густо заросшим пушицей, *Eriophorum angustifolium*. Измерения температуры производились на нескольких глубинах в почве и на разных высотах на поверхности.

Не приводя всех цифровых данных и кривых (см. фиг. 31) температур, я только дам для примера график изменения температуры для одного сообщества, именно, „влажного разнотравья“.

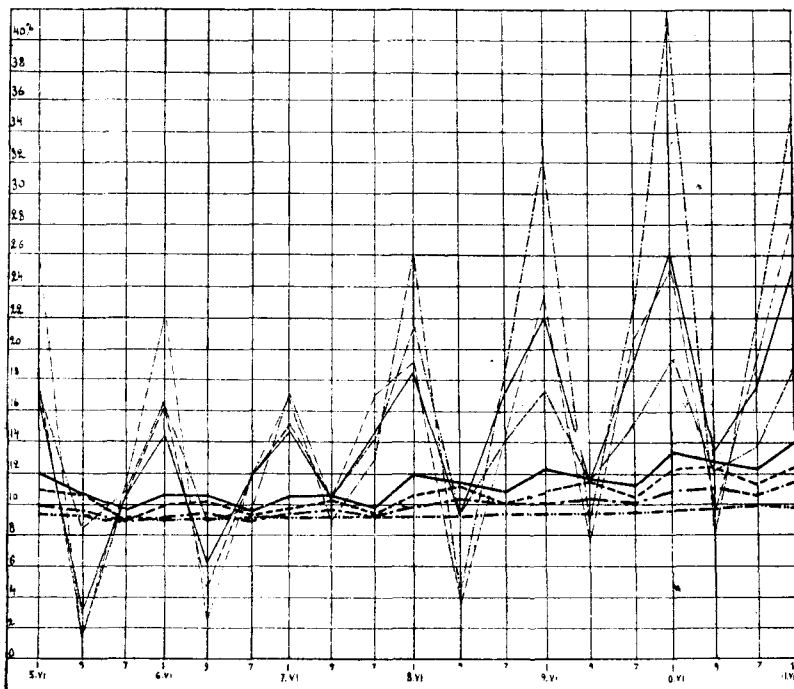
Если сравнить температуру почвы на глубине 50 см во всех 6-ти сообществах, то оказывается, что наиболее низкая температура на этой глубине наблюдалась в „пойме“, затем в „осоке“, во „влажном разнотравьи“ и в „пушице“. Выше была температура „сухого разнотравья“ и „склона“. Разница температуры на этой глубине в разных сообществах достигала $1,5^{\circ}$ — $2,0^{\circ}$. Наиболее низкая температура более поверхностных слоев почв, именно, на глубине 25 см, 10 см и 5 см, наблюдалась во „влажном разнотравьи“, в „пушице“, в „осоке“ и в „пойме“, выше в „сухом разнотравьи“ и на „склоне“. Разница между температурой „влажного разнотравья“ и „склона“ на глубине 25 см в том году была обычно около $2,0^{\circ}$ — $2,5^{\circ}$. Температура поверхностных слоев отличалась еще больше.

Температура под мхом среди дня была наиболее низка во „влажном разнотравьи“, в „пушице“ и в „осоке“, выше в „сухом разнотравьи“ и на „склоне“. В холодные вечера соотношение менялось. Наиболее холодные среди дня „пушица“ и „осока“ оказывались наиболее теплыми. Ниже всего опускалась температура во „влажном разнотравьи“, а затем в „сухом разнотравьи“ и на „склоне“.

Температура на поверхности мха наиболее высокая наблюдалась во „влажном разнотравьи“ и в „осоке“, затем на „склоне“ и в „сухом разнотравьи“, ниже в „пушице“. Таким образом во „влажном разнотравьи“ температура поверхности мха была выше, чем в других сообществах, температура же под мхом и почвы значительно ниже, т.-е. вообще в данном сообществе наблюдаются более значительные контрасты, более значительная разница температуры верхних и нижних слоев. Это можно объяснить отчасти очень мощным моховым покровом, который в этом сообществе толще, чем в других сообществах. Моховой покров задерживает передачу температуры в глубину. Это особенно резко заметно, сравнивая температуру на поверхности мха с температурой под мхом. Мох значительно сглаживает внешние колебания. Высокая температура уменьшается, низкая увеличивается.

Таким образом, сравнивая климатические условия нескольких сообществ, мы видим, что сообщество „влажное разнотравье“ отличается более выраженными климатическими контрастами. С одной стороны, оно характеризуется более значительной разницей между температурой воздуха и почвы, с другой—большей суточной амплитудой. Особенно велика амплитуда на поверхности мха. Сильно нагреваясь среди дня, поверхность мха охлаждается вечером также очень сильно. Колебания доходят до $25,0^{\circ}$ — $30,0^{\circ}$ и выше. Суточные амплитуды температуры воздуха на высоте метра в травостое и под мхом меньше, чем на поверхности мха, но и то очень значительны—до 10 — 15° .

На глубине 5 см суточные колебания уже значительно смягчены, на глубине 25 см и 50 см температурные кривые становятся прямыми или с очень пологими поднятиями и опусканиями. Максимум температуры почв на глубине 5 см наблюдается в 1 час дня, на глубине 10 см в 9 ч. веч.



Фиг. 31. Ход изменения температуры в сообществе „влажное разнотравье“; — на поверхности мохового ковра; — в травостое; — на высоте 1 м; — под моховым ковром; — на глуб. 5 см; — на глуб. 10 см; — на глуб. 25 см; — на глуб. 50 см.

Иные климатические условия мы имеем в „пойме“. Здесь моховой покров незначителен, почти отсутствует, поэтому отсутствует слой воздуха, подвергающийся наибольшему нагреванию и наибольшему охлаждению. Температура поверхности почвы под густым травостоем не имеет таких резких колебаний, как поверхность мха, но эти колебания все-таки больше, чем под мхом. Температура почвы на глубине 5 см и 10 см колеблется в течение суток более значительно, чем в сообществе „влажное разнотравье“. Вероятно, это можно объяснить

отсутствием мохового покрова, благодаря чему температура воздуха легче передается почве, чем под густым моховым ковром. Максимум темпер. почвы на глубине 5 см наблюдался в 1 ч. дня, на глубине 10 см в 9 ч. вечера, на глубине 25 см термометр в бамбуковой трубке давал максимум в 7 ч. утра, а термометр в эбонитовой трубке в 9 ч. вечера. Температура почвы на глубине 50 см в сообществе „пойма“ сравнительно низка; это, вероятно, объясняется близостью грунтовых вод.

Климатические условия сообщества „пушица“ также своеобразны. Температура воздуха в травостое близка к соответствующей температуре в других сообществах, напр., к температуре в травостое во „влажном разнотравьи“. Температура на поверхности мха здесь несколько отличается от температуры на поверхности мха во „влажном разнотравьи“. В „пушице“ эта температура колеблется не так сильно. Особенно резко отличается температура под мхом, здесь колебания уже значительно смягчены; это объясняется тем, что в то время, как поверхностные слои мха в этом сообществе часто бывали сухи, глубокие слои всегда насыщены водой. Богатство водой всего этого сообщества предохраняет его от контрастов как в сторону повышения, так и в сторону понижения. Передача температуры внешнего воздуха в почву в этом сообществе замедлена. Максимум температуры почвы на глубине 5 см так же, как и на глубине 10 см, наблюдается в 9 ч. вечера.

Совершенно иные климатические условия создаются на „склоне“. Сухой „склон“, обращенный на *SOS*, дольше и сильнее нагревается солнцем. Температура воздуха так же, как температура почв на всех глубинах, оказывается выше, чем в других сообществах. Температура на поверхности мха и под мхом на „склоне“ высока, при чем температура под мхом ближе к температуре на поверхности мха, чем в некоторых других сообществах, напр., в сообществе „влажного разнотравья“ или „сухого разнотравья“, что, вероятно, объясняется более тонким и рыхлым моховым покровом, образованным главным образом *Thuidium abietinum* и *Thuidium recognitum*. Покров, образованный этими мхами, более проницаем для тепла, чем покров других мхов. Почва „склона“ нагревается быстрее, чем почва в других сообществах. Максимум температуры почвы на глубине 5 см и даже на глубине 10 см наблюдается уже в 1 час дня.

Климатические условия „сухого разнотравья“ и „осоки“ имеют также свою определенную физиономию.

Эта разница в фитоκлимате этих сообществ, завися, с одной стороны, от изменения условий почвы, в первую очередь, от ее влажности, в то же время несет ясное отражение влияния

различного строя сообществ, его густоты, высоты травостоя, а особенно мохового ковра.

В отношении последнего все наблюдения согласно показали, что в ясные и жаркие дни на площадках с удаленным мхом температура выше, чем в присутствии мохового ковра, в пасмурные же разница или почти незаметна, или же наблюдается обратное отношение. Затем в ясные дни суточная амплитуда температуры в верхних слоях почвы больше при отсутствии мохового покрова, чем при наличности его покрова.

От леса мы должны ожидать еще большего влияния на климат, чем от травяной растительности. Его влияние простирается почти на все элементы климата. Уже из личного опыта мы знаем, что в лесу, даже в жаркие дни, испытывается прохлада; в лесу климат является более ровным, нежели вне леса.

Точные метеорологические исследования показали, что:

1) средняя годовая температура воздуха в сомкнутом лесу вообще ниже, чем на открытом воздухе;

2) это охлаждающее влияние леса сильнее всего обнаруживается в середине лета, зимою оно крайне незначительно, а весною и осенью занимает среднюю величину;

3) температурные крайности сглаживаются, при чем в период более теплых месяцев максимумы—в большей степени, чем минимумы; в зимнее время, наоборот, большее влияние обнаруживается на минимальные температуры, чем на максимальные; это явление зависит как от древесной породы, так и от формы сообщества,

и 4) суточные колебания температуры в лесу меньше, чем в открытом поле; это влияние выражается сильнее, чем зимою, и обуславливается равным образом древесною породою и формою сообщества.

Вследствие уменьшенного освещения, средняя температура лесной почвы во всех почвенных слоях ниже, чем на открытой площади; разница наблюдается больше всего летом, зимою же отенение пологом деревьев обнаруживает лишь весьма незначительное влияние на температуру почвы. И здесь древесная порода имеет существенное значение, при чем густоотеняющая ель дает наибольшие разности между температурами облесенной и необлесенной почвы.

Что же касается осадков, то на почву в сомкнутом лесу попадает значительно меньшее количество воды, потому что довольно большой процент осадков остается на листьях, ветвях и сучьях и отсюда снова испаряется. Эта разница в неблагоприятную сторону леса может быть в среднем в 25% у разных древесных пород различная. Однако, отмечалось, что, если принять во внимание стекающую по древесным стволам воду, то указанная разница уменьшается приблизительно на

половину. Часть количества осадков, попавшая на лесную почву, задерживается почвенным покровом или верхними слоями почвы и снова испаряется, другая часть проникает в почву и, наконец, третья часть или стекает, при известном наклоне местности по поверхности почвы, или образует, при ровной местности и подходящих почвенных условиях, застаивающийся слой воды на поверхности почвы.

Испарение влаги, содержащейся в почвенном покрове и в самых верхних слоях почвы, вследствие более слабого нагревания лесной почвы и медленного движения воздуха, происходит не только менее быстро, но и менее значительно, чем в открытом поле.

Следовательно, в лесу иногда проникает в почву больше воды, чем в открытом поле.

Для отдельных осадков это соотношение бывает равное, потому что почва в лесу обыкновенно покрыта слоем подстилки, всасывающей довольно много воды, так что нередко, после более или менее продолжительной засухи, при небольших осадках, почти ничего не проникает в почву, а вся вода сначала всасывается подстилкой, а затем снова испаряется.

Проникшая в лесную почву вода отчасти снова испаряется и при этом, однако, подстилка является уже довольно серьезным препятствием.

По исследованиям Эбермайера, подстилка уменьшает испарение на 50%. Эта величина, впрочем, значительно колеблется в зависимости от свойств почвы, сообщества и древесной породы.

Далее, часть воды, попавшей в почву, потребляется деревьями; количество этой воды представляет значительную величину, так как транспирация воды деревьями, согласно произведенным опытам, идет очень интенсивно как вследствие высоко прикрепленных крон с большою поверхностью, так и от действия более сильных воздушных течений.

На мощность и характер отложения снежного покрова, играющего большую роль, как главный источник влаги и как защита почвы и всходов от вымерзания, лес оказывает очень большое влияние.

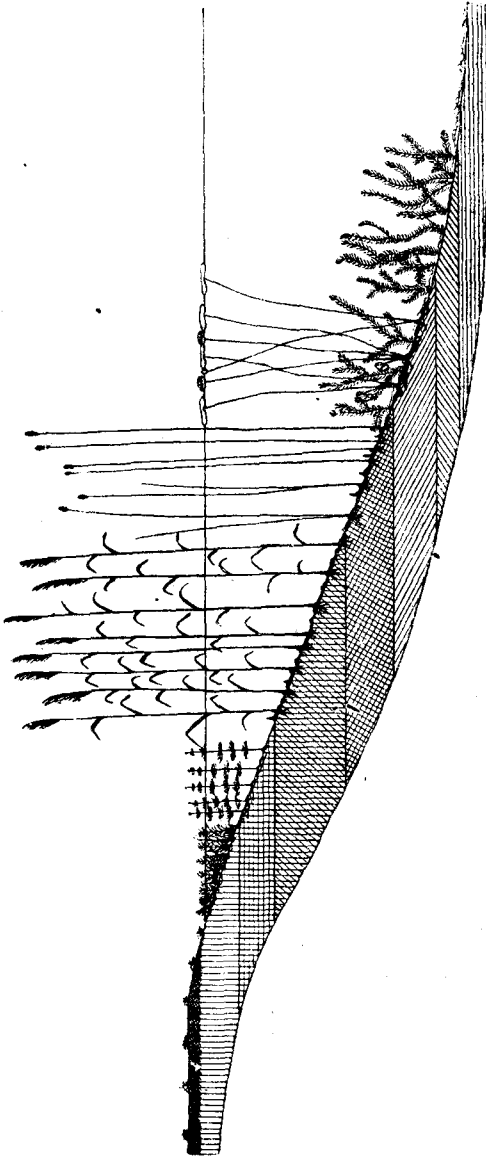
В лесу снег ложится обычно более ровным слоем, не сносится ветром, поддерживается в рыхлом состоянии, более медленно тает, что дает возможность почве принять большее количество воды; одним словом, в лесу снег используется гораздо лучше в смысле накопления воды почвою, чем на открытых местах.

Распределение температуры в нижних слоях воздуха также стоит в тесной зависимости от древесной растительности. Оказывается, что днем, во время преобладания инсоляции над

излучением, наивысшая температура в лесу бывает на поверхности крон деревьев; по мере же понижения к почве и под-

нятия от крон кверху она падает. Ночью же, когда излучение преобладает над инсоляцией, наименьшая температура наблюдается на поверхности крон. При наличии многоярусного леса распределение температуры будет стоять в зависимости от природы этих ярусов. Так, при двоярусном лесу будет совершенно раз-

личное распределение температуры, имеем ли мы дело с сильнозатеняющим верхним пологом, или, напротив, пропускающим много света. В первом случае, как днем, так и ночью, существенного влияния второй ярус на распределение температуры не окажет. В том же случае, когда через верхний полог проникает много солнечных лучей, на поверхности второго яруса может образоваться днем второй максимум температуры, а ночью второй минимум температуры. Исследования же Рудовица показали, что в связи с этим и



Фиг. 32. Схема зарастания озера.

чем, вообще, в лесу в сравнении с открытой площадью, при прочих равных условиях, влажность, конечно, всегда выше.

Уже и приведенных фактов достаточно, чтобы видеть, что влияние леса на климат еще более значительно, чем влияние травянистой растительности.

Теперь перейдем к рассмотрению влияния растительности на почву. Прежде всего остановимся на примере водной растительности, где прекрасно видно влияние растительности на



Фиг. 33. Зарастающее озеро (*Nymphaea candida*, *Stratiotes aloides*) в Самарской губ.

почву и вообще на окружающую среду. Рассматривая растительность какого-нибудь водоема, всегда можно заметить, что она распределяется в общем зонально, соответственно зонам глубин (фиг. 32), в наиболее глубоких частях растут те растения, которые, корнясь в дне, не выставляют на поверхность своих стеблей и листьев, например, рдесты (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens* и др.). На менее глубоких частях имеем растения, выставляющие на поверхность воды плавающие листья и цветы,

например, кувшинки (*Nuphar*) и белые водяные лилии (*Nymphaea*) (фиг. 33).

Следующий по глубине пояс ближе к краям водоема занимают тростник (фиг. 34) и камыш (*Phragmites communis* и *Scirpus lacustris*), у краев водоема селятся осоки и т. д. Здесь мы видим тесную связь между глубиной или толщиной водного слоя и характером растительности. Но здесь же прекрасно видно, что растительность сама является деятелем, изменяющим те условия, в которых она живет.



Фот. 34. Зарастающее озеро (заросль тростника, *Phragmites communis*).

Растения, поселяясь в водоеме, постепенно отмирают и падают на дно; эти остатки, накапливаясь понемногу, поднимают его уровень. Водоем начинает мелеть, и тогда там, где раньше развивались лишь более глубоководные растения (рдесты и т. п.), найдут возможность существовать и растения следующего пояса—кувшинки и белые лилии. Но и они в свою очередь также отмирают и накапливают торф, и поэтому растительность постепенно подвигается все далее и далее вглубь, по мере обмеления водоема. Таким образом, сами растения здесь так изменяют среду, что этим создают для себя неблагоприятные условия и поэтому уступают свое место растениям соседней зоны, которые могут уже развиваться при созданных условиях.

На болотах воздействие растений на субстрат можно наблюдать не менее хорошо. Условия влажности на болоте определяются тем, как высоко приподнята поверхность болота,

что, в свою очередь, зависит от того, как быстро идет отложение растительных остатков. Чем больше торфа, тем выше поверхность болота и тем она суше, а поэтому и растительность с изменением уровня сменяется. Так и здесь: растительность сама накапливает торф и изменяет этим условия своего существования, делая их неблагоприятными для себя и благоприятными для других сообществ.

Если перейдем к остальным травяным сообществам, например, луговым или степным, то увидим, что и здесь воздействие растительности на почву чрезвычайно велико.

Не говоря уже о том, что накопление гумуса в почве стоит в прямой зависимости от растительности, на лугу можно указать, например, что процесс разложения органических остатков будет идти различно, имеется ли свободный доступ кислорода в почву или же он затруднен. Последнее же зависит, между прочим, от растительного покрова почвы. Так, плотный моховой покров затрудняет аэрацию почвы, то же влияние часто оказывает и дернистый злаковый покров.

Степная же почва всем своим характером обязана в значительной степени той травяной растительности, которая покрывает ее. Обильное накопление гумуса в черноземе есть результат деятельности именно той травяной растительности, которая на нем произрастает. Лес же, наоборот, не создает такого накопления гумуса, как в степи, да и гумус в лесу другого характера.

В почве, занятой растительностью, можно наблюдать еще и такое явление: растительность, развивая корни на известной глубине, как бы перекачивает соли из нижних слоев почвы в верхние, растение поглощает растворимые в воде вещества, поднимает их и переносит в надземные части. Эти надземные части падают, сгнивают и возвращают, таким образом, минеральные вещества вместе с гумусом верхним горизонтам; совершается переход солей из нижних в более верхние слои. Но такое влияние растений на почву не заметно сразу; здесь только анализ может показать, как глубоко идет это влияние.

Затем, поглощая влагу, растительность неминуемо должна сильно влиять на движение почвенных растворов. Где развивается корневая система, там больше потребление воды и сильнее иссушается почва; следовательно, движение почвенных растворов там будет иное, что отражается на целом ряде почвенных процессов.

В кустарниковой степи мы встречаемся еще с новым влиянием степной растительности на почву. Зимой ветер со степи сдувает снег и накапливает его в зарослях кустарников, главным образом, на их опушке. Результатом этого является то, что весной, когда снег тает, промывание почвы будет энергичнее

всего у опушки кустарников, поэтому под кустарниковой зарослью и в ближайшем соседстве с нею почва окажется значительно более выщелоченной, чем на травяной степи. В силу этого кустарниковая степь будет готовить почву к восприятию древесных пород, которые значительно более чувствительны к засоленности почвы. Таким образом, при посредстве накопления снежного покрова и увеличения тем самым выщелачивания, кустарниковая растительность оказывает сильное влияние на почву (Танфильев).

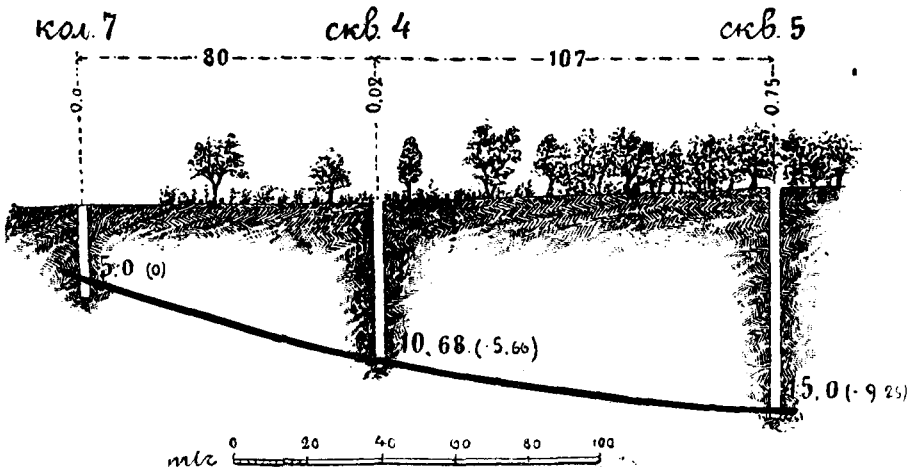
В лесах влияние растительности на почву выражено, конечно, еще сильнее. Особый интерес в этом отношении имеет влияние леса на водный режим почвы. Ранее вообще принималось, что лес влияет благоприятно на накопление влаги в почве. Однако, более точные исследования показали, что этот вопрос не может так просто и огульно решаться. Прежде всего исследования Г. Н. Высоцкого, Г. Ф. Морозова и др. показали, что в то время как поверхностные слои почвы под лесом по сравнению с открытым местом будут иметь меньшую влажность, напротив, более глубокие слои почвы более иссушаются под лесом. Это ставится в связь с распределением корней в почве, именно, в лесу они заходят глубже, напротив, в верхних слоях почвы корней мало. Г. Ф. Морозов¹⁾ далее показал, на основании ряда прежних исследований и своих, что детали распределения влаги в почве в лесу зависят от состава, строя и возраста самого леса. Во всяком случае, Г. Ф. Морозов, резюмируя все влияние леса на влагу в почве, говорит: „лес не накапливает влагу, но из накопленного запаса здесь ее больше поступает в почву и меньше производится стекания“, и далее: „лес на основании всех эмпирических данных не есть сберегатель влаги, но вся организация его такова, что как в деле накопления, так и в деле расходования влаги, непроизводительный элемент расхода сводится до минимума“. Однако, последние исследования Н. А. Качинского²⁾ указывают, что указанные выводы вряд ли могут быть применены ко всем почвам, на которых произрастает лес, так как влияние почвы на распределение корней оказывает столь сильное влияние, что, например, на исследованной им подзолистой почве, где корни и у древесных пород в максимуме располагаются в верхних слоях почвы, характер иссушения почвы в лесу и вне его в общем оказывается сходным качественно, и могут быть лишь количественные различия. На такой почве оказы-

¹⁾ Подробнее об этом см. Г. Ф. Морозов „Учение о лесе“. 1926 г.

²⁾ Качинский, Н. А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Ч. 1. Тр. Моск. Обл. С.-Х. Оп. Ст. Вып. 7. 1925. В этой обстоятельной работе находим, вообще, много интересных данных для фитосоциологии.

вается поверхностный горизонт почвы в лесу относительно более просушен, чем соответствующий слой почвы под травяной растительностью. В глубоких же горизонтах (70—100 см) почв обоих типов растительности в среднем относительная влажность этих горизонтов в обоих случаях близка. Запас же физиологически-усвояемой растениями воды в метровом слое почвы в течение трех лет, когда им производились наблюдения, больше под лесом, чем на залежи с травяной растительностью.

Грунтовая же вода под лесом, при прочих равных условиях, залегает на большей глубине, нежели вне леса (фиг. 35). Точные исследования (Отоцкого, Анри и др.) подтверждают вышесказан-



Фиг. 35. Схема влияния леса на уровень грунтовой воды (по Отоцкому).

ное положение. Новейшие исследования С. А. Яковлева, произведенные под Ленинградом, подтверждая в общем этот вывод, показывают, однако, что в первую половину лета под лесом может быть уровень грунтовых вод и выше, но во вторую половину он делается ниже. Это более низкое стояние грунтовой воды под лесом приходится ставить в связь с сильным испарением древесной растительности. При известных топографических условиях местности лесная растительность может препятствовать образованию болот вследствие вышеуказанного сильного испарения, и, наоборот, после вырубki древесного насаждения может появиться заболочивание, которое затем, с развитием нового древесного поколения, снова исчезает.

Конечно, и другие свойства почвы испытывают на себе влияние леса. В лесу мы имеем обыкновенно упоминавшуюся

выше лесную подстилку, которая создается из полусгнивших листьев, хвои и пр. Эта подстилка имеет огромное влияние на почву, поддерживает рыхлость, обогащает ее гумусом и проч. В лесу, благодаря особым условиям разложения растительных остатков, получают продукты, которые приводят к тому, что процесс выщелачивания вообще в лесу идет энергичнее, нежели вне леса. Обеднение солями верхних горизонтов почвы в лесу бывает значительнее, и оно тесно связано с древесной породой. Если сравнить, например, буковый, еловый и сосновый лес, то можно видеть, что характер подстилки будет различен и даже не только в зависимости от главной породы, но часто и в зависимости от наличия того или другого яруса кустарников и трав.

Значит, не только характер породы, но и самый строй сообщества отражается на процессе выщелачивания, обеднения почвы питательными веществами.

Можно было бы привести еще много примеров других воздействий растительности на почву, как на ее физические, так и химические свойства, но и приведенного достаточно, чтобы видеть, как велико влияние растительности на почву. Поэтому почвоведы придают большое значение растительности, как особому почвообразователю.

Таким образом, мы видим, что растительное сообщество, как и отдельное растение, предъявляя известные требования к условиям существования, от них зависит, и, наоборот, как и отдельное растение, так и целое сообщество оказывает определенное воздействие на среду; это воздействие сообщества, понятно, будет более значительным, чем отдельного растения.

Таким образом мы видим, что внутри сообщества создаются совершенно иные климат и почва, что растительное сообщество видоизменяет в сильной степени те внешние факторы существования, которые характеризуют место, на котором существует растительное сообщество. А. А. Еленкин в этом случае говорит, что в сообществе имеют место „биологически отраженные факторы“. Однако, вернее было бы говорить „биологически измененные факторы“, так как влияние сообщества на среду именно не в том, что оно отражает те или другие внешние факторы, но их изменяет, претворяет их по своему.

Во многих случаях это изменение среды растительным сообществом идет так глубоко, что количественное усиление или ослабление какого-либо фактора внешней среды, вызываемое растительным сообществом, делается уже качественным и можно говорить о создании под влиянием последнего нового фактора. Например, затеняющее влияние древесного

полога ослабляет свет, но это ослабление в некоторых сообществах, напр., в ельниках или пихтарниках, так сильно, что тень, создаваемая ими, как таковая, является уже новым фактором; еще более показателен случай накопления торфа в болотных сообществах или сообществах, развивающихся при зарастании водоемов. В этом случае также слой торфа создает совершенно новые физические и химические черты субстрата, на котором живут растения и физиологически и экологически среда делается иной. Здесь уже недостаточно даже говорить о „биологически измененных факторах“, но может идти речь о „биологически созданных факторах“.

Конечно, нельзя отрицать того, что внутри растительного сообщества действуют только силы внешней среды. Здесь, понятно, нет места никаким элементам сознательной психической деятельности. Однако, весь характер описанных выше отношений между растениями в сообществе дает право и по отношению растительных сообществ говорить о наличии в них социальных взаимотношений.

Конечно, нельзя проводить слишком далеко эту аналогию между социальными явлениями в растительном и в человеческом обществах; в соответствии со столь различными слагающими единицами этих сообществ будет весьма различен и характер социальных явлений между ними.

Итак, условия местообитания сообществ будут зависеть от следующих факторов.

I. Климата, который, в свою очередь, будет слагаться из:

1) общеклиматических условий страны, среди которых будут играть важную роль: тепло, особенно его распределение в течение вегетационного периода и суток, относительная влажность воздуха и ее распределение во времени, световые условия и ветер. Количество выпадающих осадков будет влиять через влажность почвы и влажность воздуха;

2) климатических особенностей, вызываемых влиянием небольших видоизменений рельефа (микрорельефа), определяющих так называемый микроклимат; здесь будут играть роль все вышеуказанные климатические факторы. Из условий же рельефа особенно важно направление склонов по отношению стран света (экспозиция);

3) климатических особенностей, вызываемых совокупностью растений и составляющих так называемый фитоклимат. Здесь в первую очередь надо поставить условия освещения, а затем уже относительную влажность воздуха, температурные условия и ветер.

II. Почвенных (эдафических) условий, которые в свою очередь суть производное от климата (в том числе

и от микроклимата и фитоклимата), материнской породы, растительного и животного мира и геологической истории страны.

При этом важны как физические, так и химические свойства почвы, которые, впрочем, часто нельзя отделить одни от других, так как они взаимно зависят друг от друга. Из физических свойств на первое место надо поставить условия влажности и затем условия аэрации или, точнее, условия снабжения корней растений кислородом. На следующее место надо поставить температурные условия, плотность почвы и механический состав почвы. Но в отдельных случаях и эти второстепенные свойства выдвигаются на первое место, напр., температурные условия в тундре. В эту же категорию условий надо включить я, так назыв., „вечную мерзлоту“ почвы.

Из химических свойств почвы прежде всего надо иметь в виду обеспеченность ее питательными элементами в удобусвояемой форме. При этом отзывать на сообществе будет тот элемент, который находится в данный момент в минимуме. Затем важно учитывать те химические свойства почвы, которые являются вредными для растений, как высокая щелочность, наличие хлористого натра и пр. В последнее время обратили внимание на влияние на распределение растений и на характер сообществ кислотности почвы, выражаемый концентрацией в ней водородных ионов.

Оказалось, что концентрация водородных ионов в почве является фактором, существенно влияющим на состав растительных сообществ, так как каждый вид растения встречается лишь на почвах, показатель концентрации водородных ионов которых не выходит за пределы известной, характерной для данного вида амплитуды; наибольшей частоты вид достигает при определенных, довольно узких значениях этого показателя. При этом концентрацию водородных ионов принято выражать в грамм-ионах на литр; она обозначается символом $[H]$ или h . Для обозначения реакции среды обычно пользуются не прямо этой величиной, а, так назыв., указанным выше „показателем водородных ионов“, который условно обозначают выражением pH , которое $= -\log^{10} h = \log \frac{1}{h}$. Так, по данным Ольсена, щучка, *Deschampsia caespitosa*, встречается на почвах, где pH колеблется в пределах от 5,5—6,5, *Deschampsia flexuosa* при $pH=3,8-4,5$, а мать и мачеха, *Tussilago*

¹⁾ Подробнее о методике см. статью О. А. Вальтера. „О значении и методах определения концентрации водородных ионов“. Сборн. „Успехи биологической химии“. 1924. О применении этого метода см. его же статью „Истинная реакция почвенного раствора, как фактор естественного распределения растений“. „Журн. Русск. Бот. Общ.“, т. 8 (1923). 1924.

Farfara при $pH = 6,5-8,0$, т.е. мы видим, что в то время, как мать и мачеха встречается обычно при малой кислотности почвы, напротив, *Desch. flexuosa* свойственен сильно кислым почвам, а щучка занимает промежуточное место. По работе Ольсена, эти данные столь постоянны, что если видовой состав сообщества не слишком беден, то можно по нем определять концентрацию водородных ионов в почве. В этом направлении сделан за границей уже ряд работ. У нас также уже имеются работы в этом направлении, напр., работа О. Ф. Газе и А. А. Завалишина ¹⁾, изучавших зависимость характера сообществ от pH в окр. г. Детского Села. Хотя их данные несколько расходятся с данными Ольсена, но все же и из их данных следует, что различные виды растений встречаются лишь в определенных рамках кислотности, напр., *Filipendula Ulmaria* при $pH = 6,2-5,6$, *Nardus stricta* и *Calamagrostis lanceolata* при $pH = 6,0-5,2$, *Majanthemum bifolium* и *Trientalis europaea* при $pH = 5,2-4,2$. Можно указать для примера на такие расхождения данных Ольсена, с одной стороны, и Газе и Завалишина— с другой:

	По Ольсену.	По Газе и Завалишину
<i>Deschampsia caespitosa</i>	5,5—6,5	6,2—5,0
<i>D. flexuosa</i>	3,8—4,5	5,2—4,2
<i>Agrostis alba</i>	6,5—8,0	6,0—5,2

Как видим, расхождения значительны. Однако, на основании их делать заключение об отсутствии связи между pH и распределением растений было бы поспешно. Причина этих несовпадений результатов может лежать в различии общеклиматических и прочих почвенных условий. Во всяком случае, продолжение таких работ весьма желательно.

III. Биотических факторов. Сюда следует отнести не только то косвенное влияние, которое оказывают растения и животные, населяющие сообщество, на климат и почву, что входит в пункты I, 3 и II, но также и непосредственное воздействие животных на растения (напр., паразитов, животных-опылителей, распространителей семян и других зачатков, влияние травоядных, человека и проч.).

Вся жизнь животных, как степных, так и лесных, определяется именно характером растительности, и, в свою очередь, различные вредные, а также и полезные животные оказывают

¹⁾ Газе, О. Ф. и Завалишин, А. А. „К вопросу о влиянии почвенной кислотности и распределение высших растений“. Записки Ленингр. С.-Х. Института. П. 1925.

большое влияние на растительность. Не останавливаясь на этом подробно, я приведу лишь один пример, который наглядно показывает, как глубоко и сложно сплетается жизнь животных и растений в сообществе.

Пачоский, изучая в течение ряда лет девственную южно-русскую степь в защитных участках в быв. имении Фальц-Фейна Аскания-Нова, обратил внимание на следующий крайне интересный факт. Оказалось, что на тех участках, где не производится пастьба скота, наблюдается непомерное развитие дернин ковылей (особенно *Stipa capillata*), наиболее сильных элементов степи, которое ведет, в конце-концов, к вытеснению менее сильных степных элементов, как-то: овсяницы (*Festuca sulcata*), келерии (*Koeleria gracilis*), тонконога (*Poa bulbosa*) и др., затем к отмиранию дернин этих доминирующих трав, а следовательно к общей изреженности степного покрова и связанному с нею засорению случайными сорными растениями. После особенно благоприятных для растительности годов, от остатков ковылей других растений образуется столь мощный и плотный мертвый покров, что он мешает росту трав нового поколения. Мертвые части прошлогодних растений препятствуют росту до такой степени, что растительность степи развивается очень слабо. На степных же участках, служащих для выпаса, этот фактор не имеет никакого значения, так как мертвый покров там почти совсем отсутствует. Во всех степях, как отмечает Пачоский, даже самых первобытных, пасутся стада крупных копытных животных, не только съедающих в течение осени и зимы много сухой растительности, но и выбивающих своими копытами мертвые части кочек и дерновин злаков, и поэтому там излишка мертвого покрова не бывает. Вытаптывание степи имеет еще и другое значение. Это преимущественное угнетение наиболее сильных и обильных злаков—ковылей, значительное уменьшение в засушливые периоды испаряющей растительной массы способствуют меньшему высыханию степи и выгоранию остающихся растений. Нельзя забыть также и втоптывания в землю семян различных растений. Следовательно, известная степень вытаптывания степи необходима для поддержания равновесия между различными видами растений, составляющих растительный покров степи. Таким образом, мы видим, что существование этого степного сообщества находится в прямой зависимости от пасущихся на нем животных. Поэтому в естественных условиях та фауна, которая населяет степи, составляет необходимый элемент степных сообществ. Растительность и фауна здесь взаимно определяют существование друг друга.

То же самое мы видим и в других типах растительности. Поэтому животный мир нельзя отделять от климата и почвы,

раз мы говорим о внешних условиях существования, с которыми растительные сообщества столь тесно связаны ¹⁾).

Влияние человека на сообщества во многих случаях является также чрезвычайно сильным. Конечно, особенно оно велико, когда вызывает появление новых сообществ на месте ранее естественно существовавших через посредство вырубki лесов, пожаров, пастьбы скота, осушки и орошения местности и проч., о чем будет еще ниже. Но и более слабые воздействия, напр., вытаптывание дерна, занос семян и проч., являются фактором, который необходимо принимать во внимание при изучении жизни сообществ. Чтобы иллюстрировать подобное влияние человека, я остановлюсь на влиянии сенокосения.

Б. А. Келлер для степей Воронежской губ. отмечает, что покосы заметно ослабляют угнетающее действие злакового дерна (в данном случае типчакового, из *Festuca sulcata*) на остальную растительность.

Опыты, проведенные под моим руководством Л. И. Захаровой по влиянию сенокосения на суходольных лугах в Новгородской губ., показали, что скашивание вызывает более густой, но в то же время и более низкий травостой, чем на нескосываемом участке, оно влечет за собою запаздывание стадий развития растений, увеличивает число видов, влияет благоприятно на злаки и бобовые и неблагоприятно на осоки.

В работе Е. Я. Достойновой, проведенной под руководством А. П. Шенникова на лугах близ Вологды, находим также указания, что сенокосение играет большую роль в жизни луговых сообществ, влияя на их состав и соотношение отдельных видов, и является фактором, иссушающим почву и способствующим развитию более ксерофильных видов растений.

Ко всем выше рассмотренным факторам необходимо прибавить еще рельеф местности. Однако, его влияние лишь в исключительных случаях может быть прямое, напр., когда увеличение угла падения склона уменьшает число индивидуумов, могущих поместиться на данной поверхности. В горных местностях в сложении сообществ этот фактор играет известную роль.

Однако, несравненно значительнее роль рельефа косвенная, как фактора, влияющего на климат (и микроклимат), почву и биотические факторы. Поэтому при изучении сообществ какой-либо местности изучение рельефа имеет огромное значение, а так как рельеф в свою очередь определяется

¹⁾ О животном мире, как фитосоциологическом факторе в лесу, см. работу Г. Г. Доппельмайра в „Лесн. Журн.“ 1913, а особенно его: „Общественная жизнь леса и развитие лесной фауны“. Сборн. „Лес.“ Изд. КЕПС при Академии Наук СССР. 1924 г.

геологическим строением, горными породами, подстилающими почвы, и геологической историей страны, то изучение геоморфологии страны для познания не только распределения сообществ, но и их состава и строя имеет первенствующее значение. Только разобравшись в геоморфологических элементах страны, в генезисе ее рельефа, мы в состоянии разобраться и в закономерностях соединения отдельных сообществ в растительный покров ее.

В частности, относительно рельефа надо сказать, что его влияние, главным образом, сказывается в следующем:

1) Сильно выраженный рельеф вызывает вертикальную зональность в распределении сообществ, когда по мере поднятия одни пояса растительности сменяются другими. В южных местностях, на горах среди степей или пустынь выше располагается лесной пояс, за которым следует высокогорный (альпийский) пояс. В пределах каждого пояса, напр., лесного, можно видеть обычно также определенную зональность. Так, напр., в Крыму нижние горизонты гор заняты лесами дубовыми или из крымской сосны, выше по северным и западным склонам имеем буковые леса, среди которых разные их сообщества также распределяются зонально и, наконец, на самом верху Крымских гор имеем луга, „яйлу“, аналог высокогорным лугам.

В данном случае эта вертикальная зональность зависит от изменения климата с подъемом местности.

2) При менее выраженном рельефе его влияние сказывается прежде всего в изменении экспозиции, а вместе с тем нагрева, освещения, условий влажности и движения воздуха, что, конечно, имеет место и в горах.

3) Большое влияние оказывает рельеф на распределение влаги в почве. Это влияние рельефа обычно сильно сказывается даже в равнинных местностях. Иногда совсем незаметных изменений в рельефе достаточно, чтобы вызвать резкие изменения влажности почвы, а вместе с тем и растительности.

4) Наконец, очень важное значение рельеф приобретает как фактор, определяющий собою распределение питательных веществ в почве. На вершинах склонов мы обычно имеем вынос питательных веществ из почвы и отложение их в нижних частях склонов и в котловинах между холмами. Поэтому для выяснения закономерностей в распределении сообществ крайне важно разобраться на месте в этом влиянии рельефа. При этом надо не забывать, что вместе с рельефом на передвижение почвенного раствора и питательных веществ будет оказывать большое влияние как характер горных пород данной местности, так и их статиграфия. Это

еще раз подчеркивает необходимость выяснения геологических условий страны.

Выше, когда говорилось о влиянии почвы на сообщества, были приведены примеры и влияния рельефа. Но в виду важности этого вопроса я приведу еще несколько примеров влияния рельефа и вообще геоморфологии на распределение и характер растительных сообществ.

Остановимся сначала на луговых сообществах и сперва на поемных, заливных. Так, А. П. Шенников дает для Ульяновской губ. такую схему расчленения развитой речной долины в поперечном ее сечении:

Приречная (прирусовая) часть поймы.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{низкого уровня.} \\ \text{среднего } " \\ \text{высокого } " \end{array} \right.$
Средняя часть поймы.	
Приматериковая (притеррасная) часть поймы.	

С. С. Ганешин и В. В. Алехин выражения низкий, средний и высокий уровень заменяют избыточным, средним и малым (недостаточным) увлажнением.

„Низкие уровни приречной зоны, пишет Шенников, заняты б. ч. одноярусными сообществами—зарослями осок и злаков.

При этом развиваются корневищные (по терминологии проф. Вильямса) и рыхлокустовые осоки и злаки. Если же двуярусность и образуется, то растениями одного и того же типа, напр., *Phalaris*—в верхнем ярусе, *Bromus inermis*—в нижнем и т. п. Примесь двудольных, если и бывает в небольшом количестве, особого яруса не образует.

С повышением уровня ярусность делается резче и сложнее. Злаковая (вообще, однодольная) основа травостоя выражена в виде б. или м. разреженного яруса подседа из вегетативных побегов, над которыми возвышаются еще более разреженно цветущие стебли, образующие свой—один или больше—ярус.

Подсед разрежен примесью двудольных. Нередко при этом преобладают бобовые растения.

Злаково-бобовый состав травостоя в этот момент развития приречного луга очень постоянен, но в исключительных условиях такая же двуярусность и тот же характер использования почвы достигается примесью других двудольных (пойма Волги). Можно, повидимому, считать, что организация сообщества здесь наиболее совершенная, поскольку дифференци-

ровка травостоя на ярусы сопровождается прекрасным развитием элементов всех ярусов.

С повышением поверхности большинство растений среднего уровня сохраняется, но неблагоприятные условия влажности вызывают угнетенное их развитие. Среди поредевшего травостоя, потерявшего, в силу различной степени угнетенности, отчетливость ярусного строения, поселяются новые растения, еще более увеличивающие пестроту, состав и строение травостоя. Наконец, получается „разнотравье“ с плешинками голого субстрата, с неравномерным, пятнистым распределением многочисленных элементов травостоя. Корневищные злаки не образуют связанного дернового горизонта, злаки кустового типа не появляются или встречаются в ничтожном количестве. Причина—сильное заливание, сопровождаемое отложением песчаного наноса. Редко, как пережитки прошлого, удерживаются здесь растения, обычные для низких уровней. Нужны большие понижения рельефа, чтобы они развились в сообществе низких уровней; амплитуда расхождения уровней велика.

Тип развития луга средней зоны очень сходен с предыдущим, имея, однако, очень постоянные отличия. Особенно сходны низкие уровни. Но и здесь сказывается большее развитие злаков и осок рыхлокустового типа. Так именно здесь осочки состоят в значительной степени из *S. vulpina* и *S. giraglia*, тогда как в приречной зоне преобладает *S. gracilis*. Именно здесь наибольшей чистоты достигают заросли лисохвоста и т. п.

Сходны и средние уровни в той же мере и с теми же ограничениями; только в отношении видового состава различия более резки. И здесь в известный момент, определяемый „средним“ уровнем, организованность сообщества наибольшая.

Точно также с повышением дело доходит до разнотравья, которое немного, но существенно, отличается от приречного разнотравья. Назовем его злаковым разнотравьем, указывая на большее развитие здесь злаков, образующих слабый дерн и обуславливающих отсутствие „пятнистости“.

Присутствие здесь большого количества рыхлокустовых злаков (*Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum*) и появление плотнокустовых (*Deschampsia caespitosa*, *Festuca sulcata*) должно быть отмечено.

Тип развития приматерикового луга отличается очень существенно. В то время как развитие дернового процесса в приречной зоне идет в пределах, главным образом, корневищного типа, в средней зоне—от корневищного к рыхлокустовому и до плотнокустового, а в приматериковой зоне уже самые низкие уровни имеют преобладающе развитыми плотнокустовые растения (*Carex caespitosa*, *Deschampsia*).

Дальнейший процесс идет, с одной стороны, также к образованию нескольких ярусов травостоя, с другой — в сторону уменьшения плотности дерна, вплоть до поселения рыхло-кустовых и корневищных злаков.

В результате, луга высоких уровней получают очень сходными с высокими лугами средней зоны, но дерновый горизонт остается сильнее развитым, чем этого может достичь задернение средней зоны. Можно назвать поэтому высокие приматериковые луга дерновым разнотравьем. Здесь остатки первых стадий сохраняются всего легче, легко, с ничтожными понижениями рельефа, они развиваются в ассоциации более низких уровней: амплитуда расхождения уровней очень мала.

По отношению суходольных, незаливных лугов приведу ту схему зависимости их от рельефа и других факторов, которую можно дать для Северо-Западной области. Здесь рельеф определяет собою распределение по склону питательных веществ в почве и ее влажности. Поэтому для основных типов лугов этой местности можно дать следующую классификационную схему:

I. Области выноса питательных веществ.

Большую частью верхние и выпуклые части рельефа.

A. Почвы, значительно обедненные.

1. Слабое увлажнение или так наз. „физиологическая сухость“. — *Nardeta* (господство белоуса, *Nardus stricta*).
2. Недостаточное увлажнение. — *Succiseta* (господство сивца, *Succisa pratensis*).
3. Достаточное увлажнение (переменное) — *Parvo-cariceta*. (Господство мелких осок).

B. Почвы еще достаточно богатые.

1. Слабое увлажнение. — Сухие разнотравные (часто господство овсяницы овечьей).
2. Достаточное увлажнение. — Влажное разнотравье.
3. Сильное увлажнение. — Сырое разнотравье (часто господство щучки, *Deschampsia caespitosa*).

II. Области приноса питательных веществ.

Большую частью нижние части склонов и пониженные места рельефа.

1. Недостаточное увлажнение.

Сухой листьяг (преобладание широколистных разнотравных растений).

2. Достаточное увлажнение.

Злаковый листьяг (к широколиственному разнотравью значительная примесь злаков).

3. Сильное увлажнение.

- а) Проточная вода. — Кочковатый листьяг. При переходе уже к болотам появление осоково-пушицевых (из *Eriophorum vaginatum*) и из хвоща (*Equisetum limosum*) зарослей.
- б) Застаивающаяся вода. — Заболочивающийся гипновый луг; при большей заболоченности могут быть осочки из высоких осок.

Остановимся теперь на примере, касающемся лесных сообществ, и возьмем Брянский лесной массив, главная часть которого располагается на террасах на левом берегу р. Десны, переходя затем в водораздел между бассейном Десны и бассейном р. Оки. Среди этого обширного лесного пространства мы находим разнообразные сосновые, еловые и дубовые сообщества. Закономерность в их распределении выявляется лишь тогда, когда принята во внимание геология данного пространства, определяющая собою и формы рельефа его.

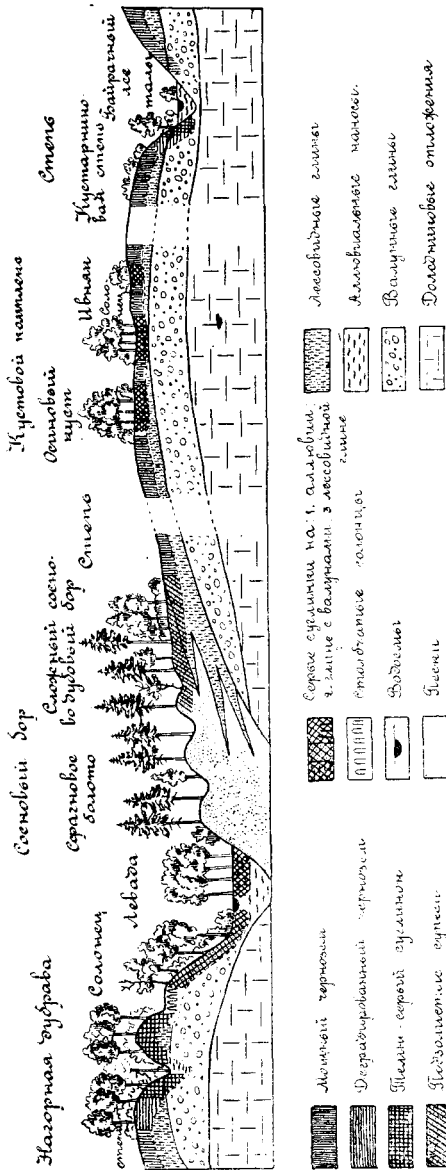
На этом пространстве можно заметить несколько уступов террас, идущих приблизительно параллельно реке. Учитывая эти террасы и геологическое строение местности, можно установить следующие главнейшие геоморфологические типы:

1. Пойма, располагающаяся на темных труднопроницаемых юрских глинах.
2. Область дюнных переработанных и наносных песков, не содержащих фосфоритов. Почвы более бедны.
3. Область зеленых гравконитовых песков с прослойками фосфоритов. Почвы более богаты.
4. Область мела и продуктов его выветривания. Почвы еще богаче.

Эти области и определяют собою в общих чертах распределение растительных сообществ (см. фиг. 36).

Так, пойма занята в настоящее время либо лугами, либо лиственными (дубовыми и ольховыми) лесами. Вторая область принадлежит почти исключительно сосне. Она здесь образует ряд различных сообществ: (*Pinetum hylacomiosum*—мшистый бор, *P. herbosum*—травяной бор, *P. cladinosum*—лишайниковый бор, *P. callunosum*—вересковый бор, *P. sphagnosum*—болотистый бор и др., распределение которых зависит в свою очередь от рельефа песка в данной области, большею частью всхолмленного в дюны.

Третья область—это господство сосны и ели. Последняя порода входит в разных формах в состав сосняков. Ранее,



Фиг. 37. Схема распределения растительности в зависимости от геоморфологии в лесостепной полосе.
(По Г. И. Танфильеву, Г. Ф. Морозову и Б. А. Келлеру).

Распределение основных типов растительности в зависимости от геоморфологии может быть также хорошо иллюстрировано вышеприведенной схемой для северной части черно-

земно-степной области, данной Г. И. Танфильевым и измененной и дополненной Г. Ф. Морозовым и Б. А. Келлером, из работы ¹⁾ которого она и заимствуется.

На целом ряде более крупных рек, которые текут приблизительно с севера на юг (Дон, Оскол, Воронеж, Битюг, Хопер и др.) можно наблюдать распределение растительности в соответствии с этой схемой. Последняя настолько наглядна, что особых пояснений не требует. Достаточно указать только, что „левада“, это пойменные лиственные леса, главным образом дубовые. „Осиновые кусты“—это своеобразные небольшие рощицы из осины, называемые также осиновыми колками, или солотями. Байрачный лес—это лес, занимающий овраги, или балки, прорезывающие степь. В схеме степные пространства для удобства сжаты, на самом же деле они по отношению к лесным площадям являются преобладающими (см. фиг. 37).

В качестве последнего примера дам схему распределения лиственных лесов в горах юго-восточной части Якутии по данным нашего исследования, иллюстрирующую влияние рельефа как на распределение питательных веществ и влаги, так и на вертикальную зональность сообществ.

Если рассмотреть распределение главнейших типов лиственных лесов по какому-либо склону горы, чаще всего северному, спускающемуся до dna долины, по которой обычно протекает ручей или речка, то можно заметить следующее.

Пойма с богатыми почвами занята прекрасного роста лиственными сообществами с густым травяным покровом и сравнительно редким подлеском, главным образом из ив.

Следующая вторая терраса занята различными сообществами в зависимости от влажности и богатства почвы. Если места на этой террасе таковы, что вода на них не застаивается, в то же время почвы их не промыты и достаточно богаты, то развивается лиственный лес либо с ярусом из березы, либо с подлеском из ив. Чаще же эта терраса представлена ровными местами, где застаивается вода и происходит заболачивание. Тогда имеем сообщество лиственного леса на сфагновом болоте.

Выше за этой террасой поднимается пологое основание склона с рыхлыми песчанистыми почвами. Если место расположено так, что сюда сносятся с более высоких склонов питательные вещества, то имеем хорошие лиственные леса с покровом из брусники, *Vaccinium Vitis idaea*; если же стекающие воды минуют эти места и почвы бедны, то имеем лес ростом хуже и с покровом из багульника (*Ledum palustre*).

¹⁾ Б. А. Келлер. Растительность Воронежской губернии. 1921.

Крутые же склоны с богатыми почвами, развитыми на продуктах выветривания гранита, покрыты очень хорошим лесом из лиственницы с сплошным подлеском из *Rhododendron dahuricum*, придающим своими обильными розовыми цветами весной весьма привлекательный вид этому типу леса.

Наконец, выше, уже близ верхнего предела распространения леса находим корявые низкорослые лиственничники с подлеском из кедрового сланца (*Pinus pumila*), ольшанника (*Alnus fruticosus*) или миддендорфовой кустарниковой березы (*Betula Middendorffii*).

Здесь уже выдвигается неблагоприятное влияние высокогорного климата.

Этого, можно полагать, достаточно, чтобы выявить те факторы, которые влияют на состав, строй и распределение сообществ, но в то же время и сами испытывают воздействие от растительных сообществ. Совокупность всех этих факторов и составляет экологические условия, понимая под экологией науку, изучающую взаимоотношение растений (и соотв. животных) с окружающими их факторами существования. Так понимает экологические условия и так определяет „экологию“ Дю Риэ (Du Rietz, 1921, 1924, 1925). Хотя экологию определяют иногда и иначе, но указанное короткое определение, мне кажется, наиболее удачным и близким к первоначальному смыслу этого слова, предложенного Геккелем. Флао и Шретер на Брюссельском Ботаническом конгрессе в 1910 г. предложили условиться под термином „habitat“ (Standort) понимать всю совокупность этих экологических условий. Хотя и этот термин понимается различно (напр., Гамс, Шенников, Корчагин), однако, лучше всего его удержать именно в этом смысле, переводя по-русски выражением „местообитание“. Далее было бы целесообразно, следуя предложению Гамса (1918) и Раменского (1924) и лишь немного его видоизменяя, это понятие расчленить, различая, во-первых, физиологически-действующие физические и химические свойства местной среды во всей их сезонной и из года в год изменчивости. Сюда будут относиться следующие режимы данного местопроизрастания растений: водный, световой, тепловой, состава почвенного раствора, количества (аэрации) и состава почвенного воздуха. Все это вместе, по Гамсу, составляет совокупность жизненных условий („Lebensort“), действующих непосредственно на растения (directe Faktoren). Сюда также надо отнести ветер и биологические факторы, когда они непосредственно действуют на растительное сообщество (напр., сенокосшение, пастьба скота, вредители и благоприятное, часто необходимое, воздействие животных, см. выше). Совокупность всего этого, взятого, как

справедливо указывает Раменский, во всю толщу биосферы, т.е. от верхушек деревьев до безжизненных глубин грунта, и определяет понятие собственно среды. Желательно было бы в данном случае употреблять именно выражение среда, удержав термин местообитание в указанном выше более широком смысле.

Во-вторых, нужно отличать факторы более широкого значения, которые определяют собою указанные режимы и другие свойства местообитания. Сюда отойдут—климат страны и тополгические, в смысле Г. Н. Высоцкого, условия данного места, как-то: условия рельефа, почвообразующая горная порода, почва, уровень грунтовых вод и окружение другими ландшафтами. Совокупность этих факторов, косвенно действующих на растительное сообщество, Раменский предлагает называть энтопией. Гамс же слово „Standort“ понимает в смысле, близком к этому. Сюда надо отнести и человека и животных, когда они влияют косвенно на сообщество, напр., осушка, орошение местности и т. п. Это будут все энтопические условия, или, по Гамсу, косвенные факторы (indirecte Faktoren).

Для удобства условия местообитания, не зависящие от вмешательства человека в жизнь природы, мы будем называть природными условиями местообитания.

Условия же среды, как мы видели выше, могут определяться частью внешними условиями существования, частью создаваемыми самими растительными сообществами („биологические измененные факторы“). Следуя Th. Fries'у (1925 г.), первые можно назвать первичными факторами, вторые—вторичными (их раньше De Rietz (1921) называл „Konkurrenzverhältnisse“). Может быть, их еще лучше было бы назвать соответственно экзогенными и эндогенными.

Таким образом мы можем факторы местообитания растительных сообществ подразделить так:

Экологические, или, по Высоцкому, фитотопологические условия, в совокупности образующие понятие „местообитания“ („Standort“).

1. *Косвенные или энтопические факторы, в совокупности „энтопия“.*

2. *Прямые факторы (условия среды, „среда“).*

- а) Эндогенные факторы (первичные факторы среды, определяемые внешними факторами).
- в) Эндогенные факторы (вторичные условия среды („биологически измененные факторы“).

Итак, мы ознакомились с главнейшими чертами сообществ, зависящими как от внутренних свойств входящих в них ра-

стений, так и от внешних условий существования. Мы видели, что сообщество растений, имея определенные состав, строй и сложение каждого яруса, характеризуются определенной системой отношений, выработавшейся в течение веков.

Говоря о растительном сообществе, мы подразумеваем нечто целое и структурное, составленное из растений. Но и животный мир, населяющий растительное сообщество, как мы видели, составляет с ним одно органическое целое. Поэтому, когда мы имеем в виду всю органическую жизнь, как целое, связанное с определенными условиями среды и характеризующееся определенными внутренними взаимоотношениями, можно говорить о „биоценозе“. Зоологи, которые предложили этот термин, употребляют его по отношению животного мира, но можно различать „зооценоз“ и „фитоценоз“¹⁾. Последний, следовательно, будет понятием, соответствующим растительному сообществу. Однако, заменять термин „растительное сообщество“ словом „фитоценоз“ не имеет смысла, так как этот термин уже хорошо привился и в последнее время всюду почти однородно употребляется. К тому же он лучше, чем выражение „фитоценоз“, отвечает существу дела (см. об этом еще ниже).

Однако, можно сказать, что и весь органический мир на известном местобитании, т.-е. биоценоз, вместе со средой образует также одно целое, связанное определенным взаимоотношением и имеющее свои физиономические признаки (ландшафт, в узком смысле слова). Это целое Р. И. Аболин предложил называть „эпиморфой“. Эти понятия, как и три термина, их обозначающие (растительное сообщество, биоценоз, эпиморфа) таким образом не исключают друг друга. И если растительное сообщество есть объект изучения ботаника, а биоценоз—биолога, то ландшафт—географа.

¹⁾ Гамс и Раменский поэтому предлагают называть фитосоциологию „фитоценологией“.

IV.

Итак, из предыдущих глав следует, что раз растут вместе растения на известной территории, то между ними будет идти борьба за существование, они будут влиять друг на друга и они будут находиться во взаимоотношениях с условиями местообитания, порождая внутри своей заросли особые, как климатические, так и почвенные условия. Все это и дает нам право говорить о наличии здесь явлений, которые получили название фитосоциальных по аналогии с тем, что наблюдается в человеческом обществе, а такие заросли или группировки называть растительными сообществами.

Нужно заметить, что в лесоводстве, где раньше, чем в ботанике, обратили внимание на общественную жизнь деревьев, за этим понятием по отношению к лесу удержан термин *насаждение*, независимо от того, возник ли данный участок леса естественно или путем искусственного разведения. Таким образом сообщество растений ботаников будет синонимом насаждения лесоводов.

Рассмотрим теперь такой случай. Мы находимся среди песчаных дюн, занятых сосновым лесом. Как уже говорилось выше, вершины дюн обычно заняты сухим сосновым лесом с лишайниковым покровом, склоны, а иногда и неглубокие котловинки между дюнами мшистым сосновым бором, а низинки травяным бором или, если они очень значительно увлажнены, то сосною по сфагновому болоту.

Рассматривая каждую в отдельности дюну, мы видим, что сообщества хотя бы лишайникового бора на вершинах этих дюн будут не строго тождественны, точно так же, как и участки мшистого бора на склонах или травяного в междюнных котловинах.

Можно, например, заметить, что на одной вершине дюны древостой несколько более редкий и корявый, на другой же немного гуще и выше, может также в известных пределах варьировать и густота и высота травостоя и лишайникового ковра и даже их видовой состав в частности. Но, несмотря на эти второстепенные отличия, мы все же говорим, что все сообщества, занимающие вершины дюн столь однохарактерны,

что представляют как бы один тип леса, или, как принято теперь называть в фитосоциологии, одну растительную ассоциацию.

Между понятиями „сообщество“ и „ассоциация“ существует такое же соотношение, как между „растением“ вообще и „видом“. Как слово, „растение“ употребляется и в общем смысле, как нарицательное слово для обозначения известного явления природы, и для обозначения данного растительного индивидуума, а вид объединяет все растения, однородные в своих существенных, наследственно сохраняющихся чертах и имеет определенную географическую и большею частью топографическую обособленность, так точно сообщество может служить для обозначения и общего явления общественной жизни растений и может быть употребляемо в конкретном смысле, а ассоциация объединяет все сообщества, имеющие одинаковую фитосоциальную структуру, и может быть охарактеризована определенной географической областью и топографическим распределением. Подобно тому, как вид есть основной объект, основная единица систематики, так точно ассоциация есть основной объект и основная единица учения о растительных сообществах. В западно-европейской литературе для конкретного данного сообщества часто употребляют выражение „индивидуум ассоциации“, сохраняя за понятием „растительное сообщество“ только общее значение, т.-е. для выражения вообще фитосоциальной жизни. В. В. Алехин употребляет вместо „индивидуум ассоциации“ термин „участок ассоциации“. Л. Г. Раменский, заменяя термин сообщество выражением ценоз, в этих двух случаях говорит о „единичном конкретном ценозе“ и об „обобщенном ценозе“. Как сказано выше, более удобно было бы воспользоваться и в данном случае термином растительное сообщество. От употребления его в общем смысле и в этом узком смысле неудобств на практике не возникает.

Отсюда, однако, не вытекает, что сообщество есть частное, так сказать, видовое понятие, а растительная ассоциация—общее, родовое. Нет, эти понятия отличаются не только по объему, но и по своему существу, и ассоциация в известном смысле есть понятие всегда отвлеченное, результат нашего обобщения. Поэтому вопрос о том, имеется ли в данном случае одна или несколько ассоциаций, может иногда вызвать разногласие, так как при решении его уже вносится субъективный элемент. Здесь уже разные наблюдатели могут различно посмотреть на дело. И хотя для понятия ассоциации и стремятся выработать более или менее точные рамки, вполне конкретные и менее индивидуальные, но, как и для понятия вида, пока не удалось установить совершенно точные гра-

ницы понятия ассоциации. Если мы и уславливаемся, что подразумеваем под растительной ассоциацией, то все-таки в конкретных случаях иногда могут встретиться и значительные затруднения.

Теперь спрашивается, как же поступать практически, когда мы хотим установить ассоциации, наблюдая сообщества в природе: как и каким критерием должны мы при этом пользоваться? Сообщества тесно связаны с определенными условиями местообитания, которые, как мы видим, налагают резкий отпечаток на сообщества, и, в свою очередь, сообщества влияют на них. Таким образом, исходя из этой тесной связи, казалось бы, для установления известной ассоциации надо установить типы этих условий местообитания. Тогда само собою должны определиться и ассоциации; все сообщества, находящиеся в однородных условиях среды, казалось бы, могли быть объединены в одну ассоциацию. Дело установления ассоциаций было бы простым: стоило бы только выяснить типы местообитаний, или, как говорит Г. Н. Высоцкий, типы фитотопологических условий и затем „тип местообитания“ пришлось бы заменить словом „ассоциация“.

На самом же деле это гораздо сложнее. Даже при наличии параллелизма между внешними условиями существования („первичными условиями среды“) и растительными сообществами все же не всегда возможно проводить эту параллель до конца. Происходит это в силу того, что сейчас еще не все растения достигли своих естественных границ распространения. Если бы все растения достигли этих границ и внутри ареала, т.-е. в области своего распространения, заняли бы все пригодные для своего произрастания и для успешной конкуренции с другими растениями места, и не было бы вмешательства человека в жизнь природы, то тогда, можно думать, мы не имели бы нарушений параллелизма между экзогенными факторами, т.-е. первичными условиями среды и растительной ассоциацией. Но этого в настоящее время нет.

В силу этого получается то, что в пределах известного участка, вполне однородного по энтопическим условиям и экзогенным факторам среды, могут рядом существовать сообщества различных ассоциаций. Растение или растения, определяющие собою сообщество, часто еще не успели занять всю им подходящую по экзогенным факторам среды территорию, не успели вытеснить отсюда другие сообщества. В дальнейшем данные растения могут занять всю территорию, и тогда получится только одна ассоциация, но в определенный момент можно наблюдать, что при одинаковых первичных условиях среды развиваются две или несколько различных ассоциаций. Этого вопроса мы еще коснемся, когда будем говорить о взаимо-

отношениях между ассоциациями, о смене ассоциаций, там мы познакомимся с этим на конкретных примерах, теперь же я отметил это, чтобы не упускать из вида этого обстоятельства.

Затем важным фактором, осложняющим связь растительных сообществ с условиями местообитания, является вмешательство человека в жизнь природы. Рубка леса, пожары, распашки почвы уничтожают первоначальную растительность и вызывают к жизни новые ассоциации при сохранении, в главнейшем, экзогенных факторов среды в том же виде. Напр., развитие после вырубki или пожара на месте соснового леса березняка создает совершенно новую ассоциацию, в то время, как первичные условия среды остаются те же. Это, конечно, не противоречит тому, что и нарушения в растительности под влиянием человека в своем результате подчиняются влиянию прочих энтопических условий.

Наконец, сходство экзогенных факторов среды у различных ассоциаций и, наоборот, приуроченность иногда одной и той же ассоциации к не вполне однородным этим условиям существования могут быть также следствием того, что для некоторых растений, играющих доминирующую роль в ассоциации, условия, при которых они успешно могут расти, обладают известной амплитудой в колебании, но в то же время способны так сильно влиять на среду, что, изменяя ее, нивелируют ее различия настолько, что дают возможность и другим растениям жить вместе с ними. Примером может служить ель. Эта порода, требующая по сравнению с сосною в общем более богатой и более влажной почвы, в то же время в природе встречается на почвах, начиная от легких суглинков и даже супесей до тяжелых глин. Создавая под своим пологом резко выраженные фитоклиматические условия, еловый ярус влечет за собою появление и большинства ему сопутствующих прочих растений. Поэтому в конце-концов при довольно различных первичных условиях среды создаются сообщества, столь сходные по своему составу, строю и фитосоциальным типам, что мы, не сомневаясь, относим их к одной ассоциации. Конечно, рост ели может несколько изменяться в этих разных условиях, но характер сообщества в существенном остается тот же самый.

Большую трудность установления ассоциаций и проведение определенных границ между ними часто представляют места в лесу, где производились беспорядочные рубки. В таких местах, где нередко наряду с уцелевшими старыми деревьями имеем то разного возраста молодняк, то различной величины и характера поляны, растительность носит столь беспорядочный вид, что установление ассоциаций представляется невозможным. В таких случаях мы имеем хаос растительности; ассоциации смешались, и надо иногда много времени, чтобы

из этой неопределенной смеси растительных форм выдифференцировались закономерно сложные ассоциации. Такого характера растительность можно уподобить стране, подвергшейся хищническому разграблению неприятеля, уничтожившему наладившиеся формы общежития.

В таких картинах растительности, где наряду с остатками прежних сообществ находим зачатки новых формирующихся комбинаций растений и также часто совершенно случайные элементы, необходимо выяснить, остатки каких ассоциаций сохраняются и какие новые ассоциации зарождаются.

Вообще, длительное, но не выдержанное в своей силе в разные годы, то усиливающееся, то ослабляющееся нарушение растительности под влиянием человека, не дает растительности притти в равновесие и выработать хорошо очерченные ассоциации.

В силу этого часто бывает, что обычно определенные границы между ассоциациями делаются нерезкими, на что, между прочим, в последнее время указывает и Дю Риэ для Альп и Скандинавии. Этот же автор справедливо говорит также, что подобно тому, как есть „хорошие“ и „плохие“ виды, так же есть естественно и „хорошие“ и „плохие“ ассоциации, т.-е. резко и не резко разграниченные.

В общем, можно сказать, что ассоциации, не нарушенные человеком и какими-либо случайными природными агентами, ассоциации, установившиеся с достигнутым равновесием внутри ее членов, большею частью достаточно резко различаются, и расчленение их в природе не представляет больших затруднений. Можно заметить, что, оставляя в стороне тот случай, когда резкость границ ассоциаций зависит от быстрой, часто внезапной смены энтопических условий, напр., при смене горных пород одна другой, мы можем иметь относительно резкие границы даже и в том случае, когда условия местообитания меняются вполне постепенно. Это чаще всего тогда наблюдается, когда в сообществе мы имеем один какой-либо вид, образующий главную массу травостоя и создающий внутреннюю фитосоциальную среду. Тогда данный вид, будучи социально сильным, занимает более или менее сплошь подходящие ему условия местообитания. Остальные же растения данного сообщества, приспособленные к условиям, создаваемым этим растением, всюду вместе с ним и встречаются и все сообщество резко сменяется другим. Такие случаи мы, напр., имеем в границах елового и соснового леса, в границах среди некоторых ассоциаций елового леса, где—либо кукушкин лен, либо сфагнум, дают основу напочвенного покрова, также часто резко бывают разграничены некоторые болотные ассоциации, где—либо осока, либо определенный вид сфагнума и др. мхов

является строителем ассоциации. В общем, в лесах, на болотах мы имеем более резкие границы ассоциаций, а на лугах и в степях менее резкие. Это зависит от того, что луга представляют в большинстве случаев исторически еще не окончательно выработавшуюся группу ассоциаций, а степи в современном их виде почти всегда то в большей, то в меньшей степени несут следы нарушения их человеком или животными. Однако, и в этих типах растительности обычно не так уже безнадежно стоит вопрос о границах ассоциаций. Это можно видеть хотя бы из следующего примера.

На суходольных лугах быт. Княжеской станции по изучению луговой растительности в Новгородской губ., Старорусском уезде среди ассоциации так наз. сухого разнотравья обильно разбросаны блюдцеобразные западины, в которых условия существования меняются в отношении влажности почвы, усиливающейся от периферии к центру западины. В связи с этим меняется и ряд других свойств почвы. См. работу Л. И. Успенской¹⁾, из которой мы и черпаем нижеприводимые сведения.

Смена этих почвенных условий происходит очень постепенно, однако, ассоциации, в общем, зонально распределенные по западине, в зависимости от глубины понижения, резко разграничены. Чаще всего мы имеем такое чередование ассоциаций от периферии к центру западины: 1) ассоц. сухого пестрого разнотравья; 2) разнотравье с преобладанием *Carex pallescens*; 3) полоса кукушкина льна (*Polytrichum strictum*), и 4) ассоц. с господством *Carex Goodenoughii* (обыкновенной осоки). (На планчике, фиг. 38, представлен более сложный случай, более глубокой западины с большим числом ассоциаций, но это не меняет дела). Из приложенной таблицы распределения растений по западине (фиг. 39), где растительность описывалась через каждый метр и на полосе в метр шириною производилась количественно оценка участия вида в сложении растительного покрова, можно видеть, что виды, как травянистой растительности, так и мохового ковра, довольно хорошо распределяются по указанным выше ассоциациям и границы их можно считать достаточно резкими, что несомненно зависит от того, что в сложении ассоциаций принимают такие виды, как *Carex Goodenoughii*, *Polytrichum strictum* и *Carex pallescens*, которые своим массовым распространением определяют и распределение других растений.

Все же, однако, есть случаи, хотя бы в некоторых степных установившихся ассоциациях, когда в связи с постепенной

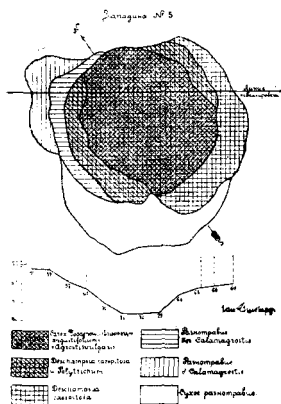
¹⁾ Успенская, Л. И. „К вопросу о заболачивании суходольных лугов“. „Изв. Росс. Гидрол. Института“. № 13.

сменой условий существования, напр., большей или меньшей засоленностью, условий влажности, постепенно меняются и ассоциации. Но можно ли даже в данных случаях думать, что установление ассоциаций „совершенно праздное занятие“, как это говорит Л. Г. Раменский. Конечно, нет, ибо выяснение типов систем соотношений между растениями, нами выражаемое в установлении ассоциаций, с отвлечением от переходов между ними есть вполне определенный метод как познания закономерностей в строении растительного покрова, так и способ выражения этих закономерностей в удобопонятной форме. И во многих других науках, имеющих дело с постепенно изменяющимися объектами, этот путь всегда применяется и является плодотворным. Ведь устанавливают же почвоведы свои типы и различия почв и наносят их распространение на карты и планы, хотя это также вполне условные рубрики, между которыми в природе сплошь и рядом находим совершенно постепенные переходы. Да и сам Раменский в вышецитированной статье, как и в других своих работах, не может вести рассуждение о ценозах (=сообществах), не внося отвлеченное понятие об их типах, которые и есть не что иное, как растительная ассоциация в рассматриваемом нами смысле.

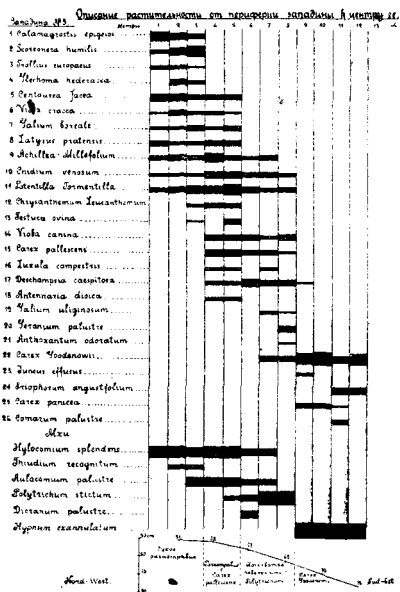
Эта трудность в некоторых случаях разграничения ассоциаций, понятно, не говорит против целесообразности введения этого понятия в науку. Из того, что есть такие „плохие“ виды, как виды *Rubus*, некоторые *Hieracium* и т. п., нельзя, конечно, отказаться вовсе от понятия „вида“ в систематике.

При установлении лесных ассоциаций часто может возникнуть еще следующий вопрос. Если проследивать характер сообщества какого-либо леса, начиная от стадии жердняка и до взрослого, хотя бы, например, 120—150-летнего возраста, то в течение этого времени моховой, травяной, а отчасти кустарниковый ярусы не будут оставаться одинаковыми. В стадии жердняка, когда сообщество сильно затеняет почву, нижние ярусы или вовсе отсутствуют или представлены крайне скудными растительными формами. С возрастом насаждения видовой состав нижних ярусов делается богаче, отчасти меняясь и в отношении входящих в него видов. При установлении ассоциации в данном случае является вопрос, относить ли все основные сообщества, выросшие при одинаковых почвенных и других топографических условиях и характеризующиеся одинаковым ростом сосны, но различающиеся своим возрастом, а следовательно, и сложением ярусов, к одной или нескольким разным ассоциациям. Приняв за руководящую нить выше данное определение ассоциации, идя логическим путем, необходимо такие случаи рассматривать, как различные ассоциации. В дан-

ном случае мы имеем по существу лишь пример такой автогенетической смены сообществ (см. ниже), где одно из растений, правда очень характерное, проходит, как слагающее, через все ассоциации автогенетического ряда. С фитосоциологической точки зрения мы не вправе, придавая исключительное значение сосне, игнорировать состав остальных ярусов настолько, чтобы объединять в одну ассоциацию сообщества, различные хотя бы по травяному покрову. Таким образом одно и то же насаждение сосны в разные моменты его жизни может быть относимо



Фиг. 38.



нет? Проводя в данном случае последовательно выше данное определение сообщества, мы должны прийти к заключению, что искусственно созданные заросли растений суть также сообщества. Понятно, их нельзя сравнивать по степени выработанности фитосоциальных отношений со многими естественными сообществами, но и в них мы имеем при частично выдержанном видовом составе как определенные взаимоотношения между растениями, так и между этими последними и внешней средой. Такие искусственно созданные сообщества являются по существу примитивными сообществами первых стадий автогенетических смен, когда начинается заселение растительностью новой почвы.

Следовательно, когда мы при исследовании в природе хотим установить и выделить ассоциации, нам прежде всего нужно выяснить типы условий местообитания. Когда мы установим определенные эти типы, тогда уже в пределах этих типов внимательно анализируем сообщества, — изучаем, действительно ли все сообщества при определенных условиях местопроизрастания имеют одинаковый общий состав, одинаковую общую экологию и одинаковые внутренние социальные отношения. Если они одинаковы, то все сообщества относим к одной ассоциации, если же они отличаются, то приходится устанавливать различные ассоциации. Практически мы при этом в первую очередь обращаем внимание на состав сообщества, так как он прежде всего определяет характер социальных отношений внутри сообществ. Конечно, из вышесказанного ясно, что такое установление будет всегда в известной степени условным, как условны многие виды в систематике растений, разности почв и проч. Однако, не надо преувеличивать значение этой условности.

Опыт показывает, что различные исследователи, если они приняли одну исходную точку зрения на ассоциации, устанавливают их довольно согласно.

Определяя, таким образом, растительную ассоциацию, естественно нет основания отдельно говорить, например, об ассоциации мхов под ярусом елового леса, лишайников под ярусом соснового и проч., что, однако, в литературе можно иногда встретить. Это по существу совершенно неправильно, так как мхи или лишайники составляют только отдельный ярус в известной ассоциации, являются только ее одним членом. Об ассоциации мхов или лишайников можно говорить только тогда, когда нет на том же месте значительного количества других растений. В лесу же имеем ассоциации, где эти растения, даже в крайних случаях, при сплошном покрове из них, занимают лишь определенное место и тесно связаны с другими членами этих ассоциаций. Всегда приходится иметь в виду,

что нельзя применять название ассоциации к отдельному ярусу.

Это не противоречит тому, что в нескольких ассоциациях может быть какой-либо один из ярусов общим. Не говоря уже о том, что, напр., все ассоциации соснового леса или ассоциации елового леса будут иметь один и тот же ярус сосны или ели, но и нижние ярусы могут повторяться почти в одинаковом виде в разных ассоциациях. Такие случаи, например, можно наблюдать по отношению к лиственничным и сосновым лесам в восточной Сибири. Они были мною описаны ¹⁾ под именем взаимно корреспондирующих ассоциаций. Такие ассоциации еще ранее Hult (1881) назвал „близнецами“. Может быть даже и так, что группа растений, образующих ярус или ярусы в известной ассоциации, может существовать в другом месте в виде самостоятельной ассоциации.

В качестве примера корреспондирующих ассоциаций я могу привести такие ассоциации из цитированной выше моей работы: *Pinetum vaccinosum—Laricetum vaccinosum*, *Pinetum rhododendrosus—Laricetum rhododendrosus*.

Первая пара характеризуется одинаковым строем и почти одинаковым травяным покровом с господством брусники, вторая пара при одинаковом строе общими также имеет и ярус подлеска из *Rhododendron dahuricum* и ярус травяного покрова.

Примером, когда ярусы делаются самостоятельной ассоциацией, может служить асс. *Laricetum pumilo-pinosum* (см. ту же цитированную мою работу). В ассоциации характерен густой подлесок из кедрового сланника и травяной покров с господством багульника, брусники и *Empetrum nigrum* и покров из *Cladonia* и проч. Но эта же растительность из трех последних ярусов выше растет самостоятельно без участия лиственницы. Хорошие примеры таких случаев дает также Б. А. Келлер для Алтая ²⁾.

Пользуясь вышеприведенным определением ассоциации, мы встречаем в природе еще случаи, когда может показаться, что применение этого определения наталкивается на большие затруднения.

В некоторых местах, например, в степях, полупустыне, в тундре и в болотах приходится встречать площади, где при быстро меняющихся и притом закономерно повторяющихся условиях местообитания наблюдается пестрая мозаика небольших участков сообществ, относящихся к различным ассоциациям.

¹⁾ Сукачев, В. Н. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира, Олекмин. окр., Якутской обл. Тр. Амурской экспедиции, вып. 16-й. 1912 г.

²⁾ Келлер, Б. А. „По долинам и горам Алтая. Бот.-геогр.-иссл.“ (Тр. Казан. Общ. Естеств. XLVI. I. 1914).

В качестве примера остановимся на растительности полупустыни, как ее рисует нам Б. А. Келлер, по наблюдениям около Сарепты, в Царицынском у., Саратовской губ., ныне г. Красноармейска, Сталинградской губ. Здесь на возвышенной степи, местами на значительных пространствах, тянется почти идеальная равнина. Но при внимательном ее рассмотрении ясно выступает присутствие значительного количества более мелких вдавлений и бугорков рельефа, высота которых часто почти не учитывается на-глаз. Этими бугорками и понижениями определяется распределение дождевых и снеговых вод по поверхности участка, и при таком характере рельефа сток воды не может быть значительным. Распределение почвы в такой полупустыне обуславливается этими малейшими, еле уловимыми неровностями рельефа. При этом более глубокие западины, где скопление воды наибольшее, занимают особыми, темно-цветными почвами, а иногда даже и типичными подзолами. Все выпуклые, правильно наклоненные, или резко выгнутые поверхности с ясно выраженным стоком покрываются особой характерной, типичной почвой полупустыни. Напротив, все наиболее плоские, но всегда вогнутые поверхности, соединенные в целые системы своеобразных замкнутых лужаек и подолок, заняты солонцами. Растительность здесь также представляет своеобразную картину: пятна и ленты различных сообществ многократно сменяют друг друга на небольшом протяжении и сплетаются в своеобразную пеструю ткань. В этой ткани можно выделить три главных элемента: 1) Сообщества черной полыни, представляющиеся в середине мая, если смотреть на некотором отдалении, в виде темных пятен, от дающей здесь тон растительности черной полыни (*Artemisia pauciflora*); вблизи, среди кустиков этой полыни, виднеются в ладонь и часто в несколько ладоней пространства незанятой высшей растительностью почвы; злаки в этой ассоциации распространены очень мало. 2) Типчаково-пиретровая ассоциация; и здесь высшие растения не маскируют почвы, хотя все же экземпляры сидят чаще, чем в чернополынной ассоциации; разбросанно, но в большом количестве встречаются здесь дерновины злаков, главным образом, типчака; наряду с этими последними большое участие в составе растительности принимает *Pugethrum achilleaefolium*. Черная полынь встречается на типичных участках этой ассоциации в очень малом количестве, при чем при поверхностном обзоре ее часто вовсе здесь не замечаешь. Зато изредка в более или менее значительном количестве встречается в этой ассоциации особая серая полынь (*Artemisia maritima* var. *incana*). На значительном сводобном пространстве, которое в типчаково-пиретровой и чернополынной ассоциациях и в переходных между ними

растительных ассоциациях остается незанятым высшими растениями, развивается флора низших, из представителей которой здесь особенно бросаются в глаза лишайники и сине-зеленые водоросли. Третий элемент растительности комплексной полупустыни представляет травяная степь, приуроченная к явственно выраженным понижениям. В этих понижениях, выделяющихся в общей картине участка своей яркой зеленью, значительную,



Диг. 40. Комплекс ассоциаций на бугристом болоте. На первом плане более серофитная ассоциация на бугре, далее видна ассоциация из пушицы (Южн. часть Якутии).

Если не большую часть травяной массы составляют злаки типчак, тонконог (*Koeleria gracilis*), ковыли; злаки сидят здесь чаще, чем в предыдущей ассоциации. Между высшими растениями остаются лишь незначительные промежутки почвы, да те прикрыты растительной трухой. Сине-зеленые водоросли и почвенные лишайники, за исключением одного вида последних, таких понижений избегают. Чернопыльчатая ассоциация в комплексе ассоциаций приурочена к столбчатым солонцам, типчакково-пиретровая ассоциация — к глинистым почвам полупустыни; травяная степь приурочена к темноцветным почвам понижений. Такие же закономерные чередования маленьких

участков ассоциаций встречаются и в других местах южной части степной области.

Возьмем еще пример из другой области. В Восточной Сибири встречаются часто обширные пространства с таким микро-рельефом: небольшие возвышенные бугры все время чередуются с понижениями. Разница в высоте тех и других достигает иногда до полуметра и более, в диаметре же возвышения всего лишь один или два метра. Здесь на небольшом пространстве нередко можно найти три отдельных ассоциации. По низинам имеем сообщества, состоящие из вейника (*Calamagrostis Langsdorffii*), немного выше на склонах имеется заросль пушицы (*Eriophorum vaginatum*); вершины заняты растительностью пестрого, довольно ксерофитного характера с большой примесью двудольных растений. На протяжении всего 1—2 аршин растительность может смениться трижды: мы имеем здесь три особых ассоциации. Но на практике, в виду закономерного и часто повторяющегося чередования таких сообществ на значительном протяжении, что придает особый определенный характер всей поверхности, является целесообразным введение понятия комплекса ассоциации, подобно тому, как в таких же случаях почвоведы устанавливают понятие комплекса почв.

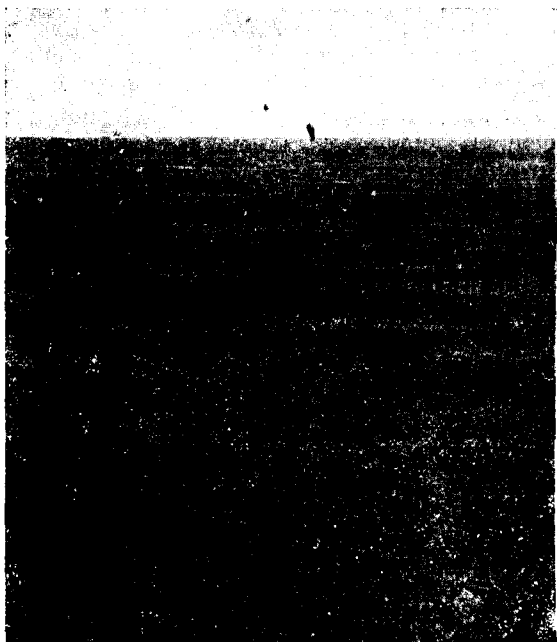
По отношению растительности этот термин был предложен впервые мною на XII съезде естествоиспытателей в Москве в 1910 г., затем его же употребила в том же смысле на том же съезде О. И. Кузенева. В более позднее время (1917) этот термин в Швеции выдвинут был *Dü Rietz*. В указанной выше моей работе о растительности бассейна Тунгира приводится еще несколько примеров комплексов ассоциаций. Вообще такие комплексы могут быть развиты во многих типах растительности. Так, у нас иногда на болотах, при бугристом микро-рельефе, когда кочки сфагнома быстро чередуются с понижениями, находим на кочках другие сообщества, нежели в промежутках и на склонах. Поэтому, здесь также можно говорить о комплексе ассоциаций¹⁾.

Если отдельные сообщества, образующие комплекс ассоциаций, так малы, что каждый в отдельности не включает всех характерных видов для ассоциации и вообще еще не дает полного представления о ней, то в таком случае, по

¹⁾ Это понятие „комплекса ассоциаций“, вошедшее ныне в употребление и в русской и в западно-европейской литературе, не соответствует понятию „комплекса ассоциаций“, употребленному В. В. Алексиним в его работе „Assoziationskomplexe und Bildung ökologischer Assoziationsreihen“. Engler's Jahrbücher f. System. Bot. 59, 1924, где просто имеем несколько ассоциаций, образующих экологические ряды (см. ниже) на подобие тех, которые мною выше были приведены для западин на Княжедворских суходольных лугах.

предложению Braun-Blanquet, говорят о „фрагменте ассоциации“.

В природе мы иногда встречаем такие случаи, что растения, произрастая на определенной площади, растут друг от друга на известном расстоянии, не смыкаясь своими надземными частями. Так, в области пустыни растительность не



Фиг. 41. Комплекс ассоциаций в Нерчинских степях. Темные места—степная вострещовая ассоциация, светлые—ассоциация столчатого солонца.

образует сплошного ковра, а встречается отдельными экземплярами, дернинками, отделенными друг от друга подчас значительными пространствами, лишенными всякой растительности.

Говорить здесь о тесной зависимости растений друг от друга уже трудно, но нельзя сказать, что ее совсем нет. Всегда будет замечаться некоторое влияние растений на задержание осадков, на ветер, на почву и этим самым, следовательно, и на другие растения. Но вообще это влияние здесь часто столь ничтожно, что оно почти ускользает от наблюдений. Ассоциации из таких сообществ называют обыкновенно открытыми. Но естественен при этом вопрос, можно ли

здесь вообще говорить о сообществе растений, раз нет тесной зависимости растений друг от друга? Пачоский (1925) решает этот вопрос в отрицательном смысле. Он такие группировки называет формациями, в отличие от настоящих сообществ, где фитосоциальный элемент выражен вполне ясно. Однако, термин формация теперь большинством употребляется в совершенно ином смысле (см. ниже). Но, кроме того, представляется неправильным так резко противопоставлять открытые сообщества закрытым. Как выше упомянуто, и в открытых сообществах нельзя вполне отрицать некоторых взаимоотношений между растениями, хотя бы косвенных, через местообитание. Нечто аналогичное мы имеем в человеческом обществе. Как-нибудь кочевники далеко не образуют такой тесной зависимости друг от друга, как люди в сообществах на более высших ступенях развития; тем не менее, и среди них есть элементы социального характера и, несомненно, изучение строя жизни кочевых народов входит в задачи социологии. Поэтому и открытые ассоциации не могут быть объектом изучения их с фитосоциологической точки зрения. В открытых сообществах мы имеем как бы еще неразвитое сообщество, его зачаток. И как изучение начальных стадий развития общества людей, так точно и изучение открытых ассоциаций представляют большой научный интерес. Оно дает нам возможность углубиться в понимание жизни уже развитых сообществ. Но в этой области еще очень мало сделано и открывается широкое поле для исследований.

Нужно заметить, что мы в настоящее время обыкновенно относим к открытой ассоциации такие сообщества, надземные части которых не смыкаются, оставляя между собою значительные пространства, забывая о подземных частях. По существу это, конечно, неправильно. Может быть такой случай, когда надземные части не смыкаются, но зато сомкнуты корневые системы этих растений. Поэтому влияние растений друг на друга и в данном случае может быть значительным. По существу такие сообщества являются уже закрытыми. Но, в виду трудности решения вопроса о сомкнутости или разомкнутости корневых систем, на практике пока приходится пользоваться состоянием надземных частей.

Таким образом, мы можем отличать развитые ассоциации и только лишь начинающиеся развиваться, но резкую границу провести между ними трудно, так как существуют все переходы между этими типами ассоциаций. Причины, которые могут вызывать образование таких открытых ассоциаций, могут быть очень различны. Рассмотрим некоторые из них.

Одной из причин является новизна самого субстрата, на котором растут растения, вследствие чего растения еще не

успели занять данной поверхности. Новая почва может образовываться в силу различных геологических причин. Так, по берегам рек, озер и морей воды намывают песок или другой материал, на склонах—обвалы и оползни вызывают появление обнажений, ледник наносит новый материал, наконец, лава или отложения пепла вулканических извержений создают про-



Фиг. 41. Открытое сообщество на солончаке в Нерчинских степях.

странства, лишенные растительности. Такие новые почвы лишь постепенно начинают заселяться растительностью, и проходит ряд лет, прежде чем растительность образует сомкнутый покров. Нечто подобное происходит и после пожаров или уничтожения растительности человеком. В этих случаях уничтожение растительности может быть столь полным, что почва начинает заселяться снова так, как бы она была лишь теперь создана. Во всех этих случаях лишь кратковременно существуют на таких местах открытые сообщества,—постепенно делаются все более и более сомкнутыми, и, наконец, переходят в закрытые.

Но в природе есть случаи, когда открытые ассоциации не представляют собою такого быстро преходящего явления, а существуют длительное время неизменно на данном месте.

Здесь причиной является уже не новизна почвы. Последняя может быть сама по себе старая, но ее свойства не дают возможности развиваться сплошному покрову. Такими свойствами являются, например, бедность почвы или, напротив, богатство ее солями, вредными для растений, или чрезмерная сухость ее. Так, на выщелоченных, обедненных или очень сухих песках мы имеем иногда чрезвычайно бедную растительность, которая не способна давать сомкнутую заросль, а растения растут отдельными пучками. На солонцах и солончаках, где присутствуют вредные соли, например, хлористый натрий или сода, создаются условия, при которых лишь немногие растения могут селиться, но они не образуют сплошной заросли.

Нужно, впрочем, заметить, что, рассматривая причины, определяющие развитие открытых ассоциаций, трудно бывает отделить одну от другой. Так, влияние молодости почвы часто бывает соединено с влиянием бедности ее, и трудно иногда провести границу между этими факторами. В пустыне также трудно отделить влияние засоленности почвы от ее сухости.

В практике расчленения растительного покрова на ассоциации иногда встречаются такие случаи, когда сравниваемые сообщества хотя и не тождественны в отношении своих фитоциальных свойств, но все же так мало отличаются, что становится затруднительным отнесение их к разным ассоциациям. Конечно, если различен строй сообществ и состав характерных видов, тогда сомнений не может быть и такие сообщества надо относить к различным ассоциациям. Но допустим, что при сохранении указанных признаков общими, различия наблюдаются в характере роста главнейших составителей сообщества, в степени участия некоторых видов в сложении сообщества, в некотором изменении состава второстепенных видов. Конечно, если сузить понятие об ассоциации, то и в данном случае можно было бы говорить о разных ассоциациях. Повидимому, развитие фитосоциологии и углубление изучения растительных сообществ ведет к все большему сужению понятия ассоциации. И, нужно думать, от этого фитосоциология только выиграет. Однако, если сохранять требование для отнесения сообществ в разные ассоциации, чтобы они отличались как основным своим составом, так и резко различными фитоциальными взаимоотношениями, то целесообразно последовать иностранным и некоторым русским фитосоциологам и ввести новое, более дробное понятие. Для него в западноевропейской литературе существуют два термина: фация и субассоциация. В. В. Алехин предлагает остановиться на термине фация. Однако, нужно принять во внимание, что Коржинский почти 35 лет тому назад уже употреблял этот термин в более широком смысле, чем ассоциация (он говорил, например,

ю фации хвойного леса). В таком же смысле его употребляли и некоторые другие русские авторы. Поэтому более предпочтительно удержать термин субассоциация. Тогда мы в пределах одной ассоциации можем различать несколько взаимно-замещающих субассоциаций.

Если мы, в общем, будем придерживаться схемы, данной В. В. Алехиным, внося в нее некоторые изменения, то можем дать такое подразделение взаимно-замещающих субассоциаций:

1. Климатически-замещающие субассоциации, характеризующиеся тем, что в разных климатических областях одна и та же ассоциация несколько меняется; например, лишай-

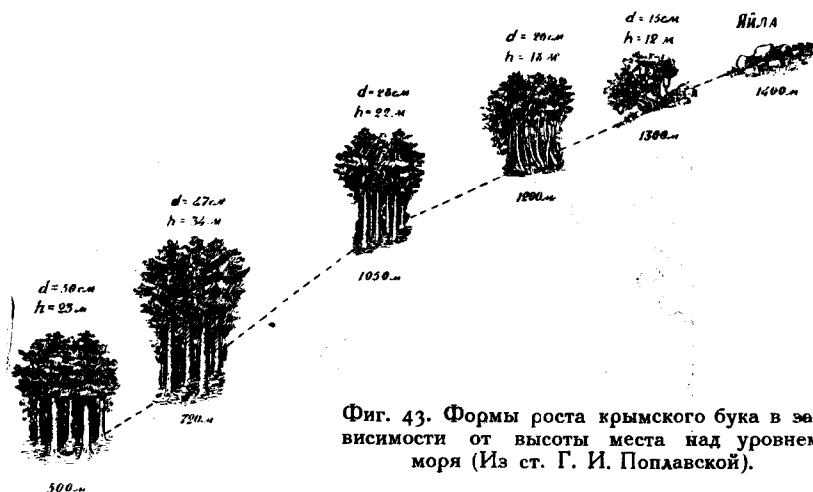


Фиг. 42. Открытое сообщество на намывном песке у хвоща (*Equisetum arvense*).

никовый бор (*Pinetum cladinosum*) западной части Европейской России будет отличаться от такового же в восточной тем, что при общем сходном строе и при аналогичных почвенных условиях и одинаковом росте сосны в составе яруса травяного покрова в западной части обычно участвуют *Calluna vulgaris* и *Jasione montana*, а в восточной эти растения отсутствуют. Если затем сравнить северный *Pinetum cladinosum* и южный, то даже при сходстве состава травяного покрова, впрочем, обычно хотя бы несколько отличающегося, они будут отличаться ростом сосны. На юге в том же возрасте сосна будет выше, чем на севере. Разница климатических условий вызывает расчленение асс. *Pinetum cladinosum* на несколько субассоциаций.

Или возьмем такой пример. В лесах Крымского Государственного Заповедника близ Алушты, по исследованиям Г. И. Поплавской, распространенной ассоциацией является *Fagetum*

dentariosum, т.е. буковый лес простого строения с бедным по видовому составу травяным покровом, в котором главное место принадлежит *Dentaria quinquefolia*. Эта ассоциация распространена в высотном отношении на довольно значительном протяжении и на этом пространстве, оставаясь совершенно сходной в отношении строя и почти не изменяясь в отношении состава, отличается значительно в высоте и форме роста бука, как это видно из следующей таблицы (см. фиг. 43).



Фиг. 43. Формы роста крымского бука в зависимости от высоты места над уровнем моря (Из ст. Г. И. Полаповской).

Ассоциации и суб-ассоциации.		Высота места над у. м. в метрах.	На площадь в $\frac{1}{4}$ гектара.						Число стволов на гектаре.	
			Общее чис. стволов.	Средний диаметр в см.	Средняя высота в м.	Число кустист. буков.	Среднее число стволов в кусте.	Число одиночных деревьев.		Сухостой.
1. <i>Fagetum dentariosum</i>	субасс. typicum	725	60	44	25	нет	—	—	нет	240
	субасс. medium	1060	132	28	22	10	2	112	7	528
	субасс. alticulum	1200	189	26	18	18	2	153	11	756
2.	<i>Fagetum subalpinum</i>	1290	357	15	12	81	3	110	11	1428

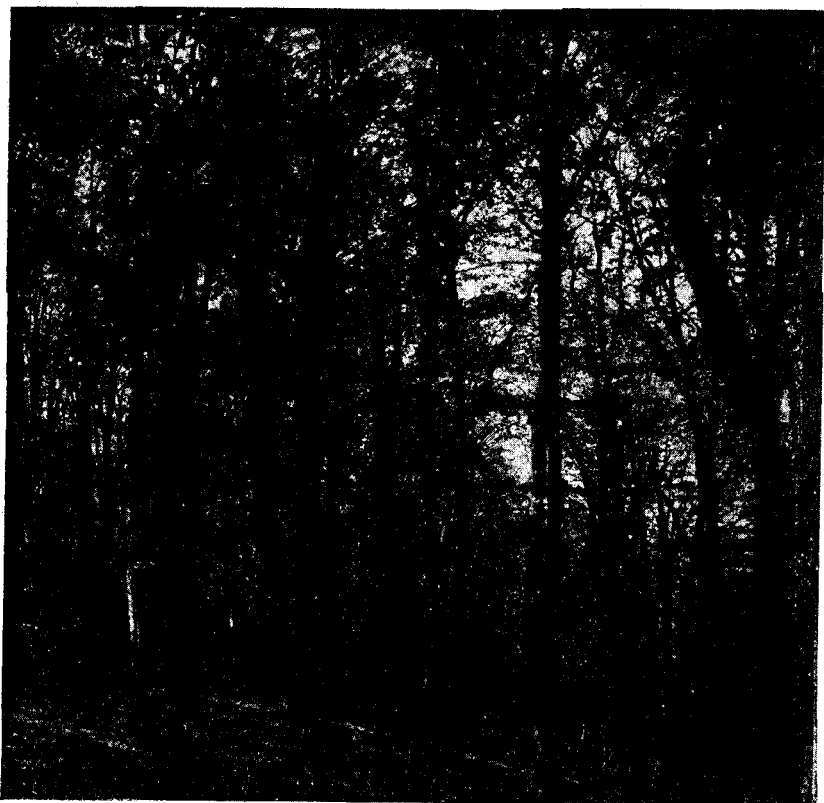
Здесь для сравнения приведены данные и для асс. *Fagetum subalpinum*, асс. еще более высоко располагающейся, ко-



Фиг. 44. Буковый лес в Крымском заповеднике на высоте около 725 м над ур. моря. (Из ст. Г. И. Поплавской).

торая отличается уже не только формой и интенсивностью роста бука, но и рядом других признаков, в том числе и травяным покровом (см. фиг. 44, 45 и 46).

2). Эдафически-замещающие субассоциации— когда при одних и тех же климатических условиях, но в силу некоторых изменений в почвенных условиях (влажности, богатства почвы, аэрации, кислотности и т. п.) ассоциация несколько варьирует в указанных выше пределах.



Фиг. 45. Буковый лес в Крымском заповеднике на высоте 1200 м над ур. моря (Из ст. Г. И. Поплавской).

Например, при дюнном ландшафте часто склоны высоких дюн бывают заняты одной из ассоциаций группы *Pineta hylacomiosa*. Однако, рост сосны в нижних частях склонов будет лучше, чем на верхних и она при том же возрасте будет значительно выше внизу, чем наверху. Наблюдаемые здесь различия во влажности, а отчасти и в богатстве почвы влекут за собою и некоторые несущественные отличия в травяном и

моховом коврах. Следовательно, мы будем иметь здесь две различные субассоциации одной и той же ассоциации.

Таким образом, в зависимости от изменения в известных, в общем небольших, пределах климатических и почвенных условий, мы в пространстве можем различать взаимно-замещающие ряды субассоциаций: 1) климатические



Фиг. 46. Буковый лес в Крымском заповеднике на высоте 1290 м над ур. моря (Из ст. Г. И. Поплавской).

и 2) эдафические, которые в свою очередь могут различаться по: а) влажности почвы, б) ее аэрации, в) ее реакции, г) богатству или бедности ее теми или другими веществами и т. п.

3. Генетически-замещающие субассоциации являются отдельными этапами в развитии ассоциаций, когда каждый этап от другого отличается лишь указанными выше небольшими отличиями. Как будет показано ниже, в главе о сменах ассоциаций, можно различать три случая их генезиса: 1) развитие ассоциаций при постепенном формировании растительности на новой почве без изменения внешних условий существования—автогенез, 2) развитие ассоциаций при изменении (эволюции) рельефа, климата или почвы, т.е., общее говоря, при изменении энтопических условий, влеку-

шем за собою и эволюцию условий среды—экогенез, и 3) вековое развитие ассоциаций в процессе выработки их в течение веков параллельно с эволюцией форм растений—филогенез. Близкие стадии этих процессов могут так мало отличаться, что говорить в каждом случае о смене ассоциаций нельзя. Мы будем иметь смену субассоциаций и замещение их одна другой на данном месте в пределах генетических рядов во времени, которых, следовательно, можем различать три категории: а) автогенетические ряды, б) экогенетические ряды и в) филогенетические ряды.

4. Ареогенетически-замещающие субассоциации, обязанные своими различиями в пределах ассоциации тому, что некоторые из растений, входящих в состав ассоциации, не достигли еще своего полного климатического и эдафического распространения. Поэтому ассоциация в разных частях своего ареала будет несколько различна по своему составу (конечно, не в строителях ассоциации) при сходстве условий местообитания.

Как частный, но своеобразный случай экогенетически замещающих субассоциаций являются так называемые депрессивно-демутационно-замещающие субассоциации¹⁾, возникающие в силу нарушений, вызываемые в ассоциации человеком, животными и др. агентами. Здесь мы собственно можем различать два ряда взаимозамещающих ассоциаций: 1) депрессивный, когда идет прогрессирующее разрушение ассоциации, и 2) демулационный, когда идет уже восстановление ассоциации после прекращения действия агента, вызвавшего разрушение ее.

В. В. Алехин еще различает синэкологически-замещающие фации (=субассоциации), „когда в одних и тех же условиях существования растительность является все же не совсем однородной или потому, что одни виды заняли данную площадь раньше, или потому, что некоторые виды могут быть экологически-равноценны“. Здесь, однако, есть смешение различных вещей. Во-первых, если условия не совсем однородны, то такие взаимозамещающие друг друга субассоциации будут отнесены к категории эдафического рода; во-вторых, если они обусловлены еще не закончившимся расселением видов, то эти ассоциации будут отнесены к ряду ареогенетическому. Что же касается существования субассоциаций из эколого-равноценных видов, то, как далее и сам В. В. Алехин признает, быть может, при ближайшем анализе та или иная

¹⁾ Пользуюсь терминами, предложенными Г. Н. Высоцким: дигрессия (или депрессия)—разрушение растительного покрова и демулация—его восстановление.

фация (= субассоциация) данной категории будет отнесена к какой-либо из предыдущих категорий. Во всяком случае, пока нет оснований создавать особую категорию синэкологически-замещающих субассоциаций.

Таким образом, мы можем установить четыре типа взаимно-замещающих субассоциаций. Но это тогда, когда, как сказано было, различия не велики в сообществах. Если же будут различия более значительные, достаточные для установления ассоциаций, то можно установить такие же ряды (с указанными выше подразделениями) и для ассоциаций. При исследовании в природе мы в первую очередь и имеем дело с наличием таких рядов ассоциаций. На эдафические ряды ассоциаций и их значение при анализе растительного покрова впервые указал Келлер, идея же климатических рядов была почти одновременно в русской фитосоциологии выдвинута В. В. Алексиним и Б. Н. Городковым. Последний их называет прямо географическими. Однако, В. В. Алексин в последнее время этому выражению придает иное значение, называя географо-замещающими ассоциации такие, которые встречаются в различных областях с одинаковым климатом, при чем и условия местообитания не меняются (напр., наши и американские степные ассоциации). Они будут относиться к нашему ареогенетическому ряду.

Каяндер еще ранее (1906 г.) выдвинул идею викарирующей ассоциаций, т.-е. ассоциаций, которые, находясь в разных энтопических условиях и будучи очень сходны во многих чертах, в основе слагаются из двух разных, но очень близких видов. Его викарирующие ассоциации, следовательно, представляют частные случаи климатически или эдафически замещающих ассоциаций. Из сказанного ясно, что названные мною корреспондирующими ассоциации не будут относиться к вышеназванным взаимно-замещающим ассоциациям. Гамс географически замещающие ассоциации назвал „изоценозами“.

В последнее время А. П. Шенников выдвинул весьма важную идею о конвергенции ассоциаций. Под этим выражением надо понимать тот случай, когда разными путями, в результате различного экогенеза, получают очень сходные ассоциации. Сходство может быть иногда столь большим, что мы назвали бы их даже субассоциациями. Так, в пойме реки, в разных ее частях, находим ассоциации весьма сходные, но тем не менее различного происхождения. Не только в научном, но и в практическом отношении установление таких ассоциаций очень важно, так как такие мнимо родственные ассоциации проявляют свою истинную природу при изменении условий водного режима в сторону увеличения или уменьшения влажности. Они при этом изменяются не одинаково, тогда как

ассоциации, действительно генетически близкие, обнаруживают сходство и в этом изменении ¹⁾). Таким образом в результате конвергенции ассоциаций мы будем иметь две или несколько эдафически замещающих ассоциаций или субассоциаций.

Выше было попутно отмечено, что можно говорить о филогении ассоциаций. Действительно, сообщества растений существовали и в прежние геологические эпохи и так как указанные фитосоциальные отношения имели место и тогда, то понятно, что вся эволюция растений протекала под влиянием, с одной стороны, воздействия условий местообитания и, с другой,—этих фитосоциальных отношений. Каким бы способом ни происходило образование новых видов, но, понятно, каждый вид выработывался в соответствии с условиями сообщества. Но одновременно с выработкой тех и иных экологических особенностей растений, как логическое следствие этого, шла выработка взаимоотношений между ними в сообществе. Таким образом, как отдельный вид имеет свою филогению, так точно и растительная ассоциация, как выражение определенных взаимоотношений между растениями, имеет свою историю. Этот исторический процесс привел к тому, что в строении сообщества вложен принцип стремления ослабить борьбу за существование и дать возможность бок-о-бок существовать возможно большему числу различных экологических видов и более полно использовать производительные силы данного места, как это было указано уже выше.

¹⁾ Подробнее см. Шенников, А. П. Луга Симбирской губ. I. 1919 г. Симб.

V.

Мы рассмотрели целый ряд свойств растительного сообщества и ознакомились с сущностью основной единицы в учении о растительных сообществах, с растительной ассоциацией. Теперь остановимся на том, как складывается из отдельных видов то целое, что мы называем теперь раст. ассоциацией, т.е. ознакомимся с морфологией раст. ассоциации. Выясним роль и характер участия отдельных видов в образовании ассоциации и ее типичных фитосоциальных свойств.

Нужно прежде всего заметить, что в настоящее время наиболее общепринятым методом изучения ассоциаций является исследование ряда конкретных сообществ, ее составляющих, и из суммирования и сопоставления этих данных получают уже суждение о строении и свойствах ассоциации, как отвлеченного понятия. Для изучения же отдельных сообществ закладывают пробные участки или площади, которые то берутся без определенных границ, то, напротив, с определенно установленными границами в природе; величина, как тех, так и других, у разных авторов и в зависимости от целей сильно колеблется, начиная от квадратного дециметра до тысяч квадратных метров.

Прежде всего ассоциация определяется ее видовым составом. Поэтому ассоциация, как и каждое описание ее конкретных сообществ, может быть охарактеризована списком отмеченных в ней видов. Однако, один список видов еще не дает нам ясного представления о сложении ассоциации. Здесь прежде всего важно выяснить степень участия каждого вида в сложении ассоциации. К оценке же степени участия каждого вида можно подходить различными путями. Именно, можно оценивать это участие:

1) По числу экземпляров того или другого вида в отдельных сообществах и в ассоциации в целом. При этом можно иметь в виду действительное число индивидуумов или же только стеблей. Так как первое часто трудно определить, то обычно пользуются вторым. К тому же число стеблей с фито-социологической точки зрения имеет большее значение, чем число индивидуумов. 2) По степени покрытия разными видами определенной площади, т.е. по соотношению проэций стебле-

вых и листовых органов их на почву. 3) По объему, занимаемому каждым видом в общем объеме массы растительности. 4) По весу растительной массы каждого вида. При этом, как объем, так и масса могут определяться как для всего растения в целом, так и в отдельности для подземных и надземных частей. В виду трудности это сделать для подземных частей, чаще всего довольствуются надземными частями.

При оценке степени участия вида в сложении ассоциации (или сообщества) пользуются или глазомерной, субъективной оценкой, или помощью более точного объективного метода подсчета, измерения объема, определения веса или площади, занятой данным видом. При глазомерной оценке применяют либо цифровую (5 или 10 или иную балльную) шкалу, либо выражают это описательно словами. Конечно, методы объективной оценки гораздо более кропотливы, но во многих случаях они необходимы. Характеризуя участие вида в сложении сообщества по числу индивидуумов (или стеблей) или по весу его массы, говорят о его обилии в сообществе (*L'Abondance*, *Abundanz*), а если имеют в виду степень покрытия поверхности почвы или объем массы видов, то говорят о господстве его (*Dominance*, *Dominanz*). В. В. Ревердатто (1927) предлагает в данном случае говорить о „проективном (кажущемся) господстве“, в отличие от „истинного господства“, когда речь идет о степени занятости почвы основаниями дернин или стеблей данного растения. Соответственно он различает общее „истинное“ покрытие почвы от „проективного“.

У нас из глазомерных оценок наиболее распространен так наз. способ Друде. Можно рекомендовать, пользуясь им, суммировать впечатление, получаемое от участия данного вида по числу стеблей и по площади. Применяют следующие сокращенные выражения:

Soc. (*sociales*). Сюда принадлежат растения, образующие фон и надземные части которых в значительной степени сомкнуты. Каждый из них господствует по числу особей и покрывает по меньшей мере $\frac{1}{5}$ площади.

Sop. (*sopiosae*) — обозначает, что растение встречается обильно, но не сближается своими надземными частями. Здесь можно отметить несколько градаций: *sop.*³, *sop.*², *sop.*¹, по убывающей распространенности.

Этим знаком может быть придано следующее значение:

*Sop.*³—Растение очень многочисленно, покрывает по меньшей мере $\frac{1}{2}$ площади.

*Sop.*²—Индивидуумы многочисленные или очень многочисленные, от $\frac{1}{5}$ до $\frac{1}{2}$ площади покрывают.

*Sop.*¹—Индивидуумы многочисленные или очень многочисленные, но степень покрытия площади ничтожна.

Sp. (sparsae)—обозначает, что растение встречается редко, рассеянно, но не единично. Степень покрытия площади ничтожна.

Sol. (solitaries)—обозначает, что растение найдено всего в одном или немногих экземплярах единично¹⁾.

Но для морфологии сообщества важно знать не только, какова степень участия того или другого вида в сложении их, но и характер распределения вида на данной площади, его „частоту“ или „встречаемость“, свидетельствующую в то же время о степени равномерности распределения данного вида на площади. Наиболее распространенным является метод Раункиэра, согласно которому в сообществе закладывается определенное число (желательно несколько десятков) площадок в 0,1 кв. м, или иных, более крупных размеров и переписываются все растения на каждой площадке. Подсчитывая, на скольких площадках зарегистрирован данный вид, можно судить о частоте и распределении вида в данном сообществе, а, обследовав ряд сообществ из одной ассоциации, мы можем перейти и к представлению о встречаемости и равномерности распределения вида в ассоциации²⁾. Если разделим общее число видов, зарегистрированных в данной ассоциации, на среднее число видов, попавших на площадку, взятую по Раункиэру, то получим величину, которую можно назвать коэффициентом рассеянности растений и которая даст представление о том, насколько растения разбросаны в травяном покрове.

Говоря о характере участия данного вида в сложении сообщества, помимо всего вышесказанного, надо иметь в виду еще то, как вид произрастает в сообществе, одиночными ли стеблями, или целыми более или менее чистыми зарослями. Тут можно различать следующие случаи:

¹⁾ О других методах смотри: В. В. Алехин, В. С. Докторовский, А. Е. Жадовский и А. П. Ильинский. „Методика гео-ботанических исследований“. Москва. 1925 г. E. Rübel. „Geobotanische Untersuchungsmethoden“. Berlin. 1922. J. Braun-Blanquet et Pavillard. Vocabulaire de sociologie végétale. 2-е edition. Montpellier. 1925 г. Алехин, В. В. и Сырейщиков, Д. П. Методика полевых ботанических исследований. Изд. Гос. Тимиряз. Науч.-Иссл. Инст. 1926. Сукачев, В. Краткое руководство к исследованию типов лесов. Изд. „Новой Деревни“. 1927. Последняя книжка, хотя посвящена специально лесам, но в главнейшем излагаемые в ней методы применимы и к другим типам растительности.

²⁾ О значении метода Раункиэра и о его некоторых изменениях см. цитированный выше сборник четырех авторов (статью А. П. Ильинского), а также ст. А. П. Шенникова и Е. П. Баратынской. „Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ“. „Журн. Русск. Бот. Общ.“, т. 8. 1924 г. и ст. Г. И. Поплавской „Опыт фитоэкологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова“. „Журн. Р. Бот. Общ.“, т. 9. 1925. Вышеназванную книжку Сукачева об исследовании типов лесов.

1. Встречается вид отдельными индивидуумами.

- а) Одиночными стеблями.
- б) По несколько стеблей от одного корневища или корня пучком (кустисто).
- в) Дерновинами—плотными зарослями от одного корневища (плотнокустистые злаки—*Deschampsia caespitosa*, *Carex caespitosa*) или подушками (напр., *Diapensia lapponica*).
- г) Латками (термин Г. Н. Высоцкого), когда растения растут более рыхлой зарослью в силу разрастания корневищами, корнями или надземными стеляющимися побегами (напр., *Pirola*, *Oxalis Acetosella* и проч.), при этом латки, достигая иногда более метра в диаметре, остаются связанными между собою живыми частями, составляя между собою все же один индивидуум.

2. Встречается вид в близкой совокупности нескольких, иногда многих индивидуумов.

- д) Куртинами, когда растения, разрастаясь корневищами, корнями и т. п., теряют между собою связь и растут хотя и близко друг от друга, но уже отдельными индивидуумами. Это будет обычно дальнейшая форма развития произрастания латками.
- е) Пятнами, когда растения одиночные и кустистые растут более или менее сближенно и в силу этого неравномерно распределены. Такой способ является следствием неравномерности распределения семян или других зачатков растений.

Для рассматриваемого явления, по преимуществу в иностранной литературе, неоднократно употреблялся неудачный термин общественной (*Sociabilité*, *Geselligkeit*), так как указанный способ роста и встречаемости в сообществе вовсе не характеризует общественной растений. Виды, растущие всегда в сообществе одиночными стеблями, будут иногда более общественны, чем некоторые виды, растущие латками или куртинами; напр., мать-и-мачеха, *Tussilago Farfara*, которую недаром Коржинский назвал антисоциальным растением и которая заселяет обнажения, исчезая, когда сюда вселяются другие растения.

Далее, при изучении морфологии сообщества, важно расчленивать его на ярусы (о них см. выше) и аспекты. Для правильного установления последних необходимы систематические наблюдения над фенологией растений в сообществе. Наконец, весьма важно выяснить степень приспособленности данного вида к условиям данного сообщества, его жизненность в нем, нормально ли оно в нем развивается или нет и в какой степени обычно вид подавлен в данном сообществе. Для правильного

понимания роли данного вида в сообществе необходимо обстоятельное знание его экологии и вообще его биологических свойств, т.-е. того, что составляет „жизненную форму“ данного вида. На этом не останавливаясь, так как понятие „жизненной формы“ не установлено вполне, да и по существу относится не к фитосоциологии, а к экологии ¹⁾.

Если особи одного или многих видов образуют в сообществе несколько обособленную его часть, имеющую свою особую внешнюю и внутреннюю среду, то такие группировки Келлер ²⁾ предложил называть общежитиями, а Гамс—синузиями (См. приведенный в конце указатель литературы). Они могут состоять из одного вида (синузии 1-го порядка) или из нескольких видов одной и той же жизненной формы (синузии 2-го порядка), или из видов разных жизненных форм (синузии 3-го порядка). Они могут соответствовать ярусам, но могут в числе нескольких входить в один ярус. Келлер поэтому предлагает различать простые сообщества, когда они состоят из одного общежития, и сложные, состоящие из нескольких общежитий. Так как, по существу, всякое сообщество представляет собою в известном смысле общежитие, то для рассматриваемого понятия, быть может, лучше удержать термин Гамса—синузия.

Мы уже видели, какое большое значение имеет ярусность для сообществ. Поэтому при анализе любого сообщества ярусности должно быть уделяемо значительное внимание.

Однако, в отдельных случаях, в особенности в лесу, далеко не так просто решить, к какому из ярусов отнести данное растение. Поэтому остановимся на этом важном вопросе несколько подробнее и начнем с древесного и кустарного ярусов.

К определению ярусов можно подходить с разных сторон. Во-первых, ярусы можно определять чисто условно, говоря, что древесная растительность будет расчленяться на ярусы тогда, когда деревья разной высоты распределяют свои кроны в несколько горизонтов. Причем условно можно принять, что в один ярус объединяются деревья, имеющие известную высоту, выраженную либо абсолютно, либо относительно в долях высоты первого яруса. Так, лесными таксаторами принимается, что если деревья достигают половины высоты господствующей

¹⁾ О „жизненных формах“ и аналогичных понятиях для растений и их значении для фитосоциологии см. главн. образ. следующие книги: цитиров. книгу четырех авторов „Методика гео-ботанических исследований“.—Graebner, E. Warming's Lehrbuch der oekologischen Pflanzegeographie. 3-te Aufl. 1918.—Gams. H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. 1918. Zürich.—Du Rietz, E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie; Upsala 1921, а также цитиров. выше книгу Rübela и, кроме того, книгу Пачоского „Основы фитосоциологии“ и его статью в „Жур. Рус. Бот. Общ.“ 11. 1926.

²⁾ Келлер, Б. А. Растительный мир русск. степей, полупустынь и пустынь. 1. 1923. Воронеж.

щего полога, то они относятся ко второму ярусу. При этом принимают, что разность между высотами деревьев, допускающая признание одного полога, должна не превышать 10% от высоты большинства деревьев в ярусе в ту или другую сторону (М. М. Орлов). Так же часто формально можно подойти и к определению подлеска. Если пользоваться данным выше определением ярусов, то может случиться, что в насаждении будет даже три яруса деревьев и в их состав может входить одна и та же порода.

Во-вторых, древесные ярусы можно определять, считаясь с условиями произрастания пород в данном месте. Напр., Г. Ф. Морозов говорит, что подлеском будет такой нижний ярус, „который не в состоянии в данных условиях вырасти и выформироваться в высокоствольное насаждение. Такой случай наблюдается, во-первых, тогда, когда данный подлесок состоит из пород кустарных, по самому существу своему не могущих превратиться в высокоствольные деревья; но такой случай осуществляется также и тогда, когда подлесок состоит из древесных пород, вообще говоря, высокоствольных, но при данных условиях почвы и грунта не могущих превратиться в высокоствольник, напр., липа на бедных супесях, ель и дуб на песчаных почвах“. Морозов приводит еще и третий возможный случай, а именно, „когда древесная порода подлеска только потому не растет в высоту, что сильно угнетена верхним ярусом, при прореживании которого или при уборке которого она обычно поправляется“. То же определение дает Морозов и для 2-го яруса. При таком понимании уже не может быть случая, чтобы в данном сообществе в данное время одна и та же порода входила в разные ярусы, но при разных почвенных условиях или в разные моменты жизни сообщества это возможно.

Наконец, в третьих, возможно считаться только с природной формой роста породы и высотой, которой она в состоянии достигать вообще. К подлеску тогда всегда будут относиться только породы, по своей природе являющиеся кустарниками, напр., лещина, бересклет, крушинка и т. п., ко второму ярусу — деревья второй величины, напр., полевой клен, дикая яблоня, рябина и т. п. В этом случае можно сказать, что древесная порода как бы прикреплена навсегда к определенному ярусу.

Если смотреть на описание лесного сообщества чисто формально, то, несомненно, расчленение его по ярусам на основании только высотного распределения пород в данный момент является наиболее простым и во многих случаях, с точки зрения лесной таксации, надо думать, — достаточным. Однако, когда мы подходим к описанию с фитосоциологической точки зрения и видим в описании путь к пониманию жизни сообщества, такое описание нас удовлетворить не может.

Ярусность сообщества состоит не только в том, что растения, входящие в состав сообщества, не все одинаковой высоты, но и в том, что растения разных ярусов, будучи различны по экологии, играют в жизни сообществ свою роль. Длительный исторический процесс выработки ассоциаций в связи с эволюцией видов, их слагающих, привел к тому, что в ярусности нельзя не видеть стремления так построить сообщество, чтобы оно, во-первых, способно было возможно полно и равномерно использовать производительные силы данного местобитания и, во-вторых, ослабить борьбу за существование между отдельными особями внутри сообщества. Таким образом ярус, с одной стороны, экологическое понятие, объединяющее растения одной формы роста и сходной экологии, с другой — фитосоциологическое понятие, так как между растениями внутри яруса имеются свои особые взаимодействия, отличные от взаимодействий в других ярусах и между ярусами. Кроме того, каждый ярус, представляя собою в фитосоциальном отношении в известной степени нечто самостоятельное, живущее своей особой жизнью, отличной от жизни других ярусов, участвует вместе с ними в построении нового целого, ассоциации. Существование этого целого, сохранение его самостоятельности обусловлено взаимодействием всех ярусов. Таким образом, ярус представляет собою как бы своего рода ассоциацию в ассоциации, что и дало повод говорить в данном случае Гамсу о „синузии“ (что по-гречески и значит ассоциация), а Б. А. Келлеру — об „общезитии“. Таким образом ярусность имеет глубокий фитосоциальный смысл. С этой точки зрения нас может мало интересовать то, выросла ли порода в данный момент до той или другой высоты, или отстала от других в силу угнетения; нам важно знать, какое она вообще занимает место в структуре данного сообщества. Каждое же отдельное растение каждого яруса может принимать участие в сложении сообщества в трех формах: или оно может в данный момент быть вполне жизненно, полно сил и энергии, но в силу своей молодости еще не играет в сложении сообщества той роли, какая ему будет принадлежать в стадии его полного развития, или оно вполне уже развито и поэтому как само занимает наибольшее место в сообществе, так и наиболее сильно влияет на другие растения, или же, наконец, оно может быть угнетено и поэтому не играет подобающей роли в сообществе. В виду этого устанавливать ярусы только по условно принятым пределам высот деревьев для фитосоциологии имеет мало смысла.

Поэтому и принципы расчленения на ярусы, указанные Г. Ф. Морозовым, принятыми целиком с фитосоциологической точки зрения быть не могут. Если ярус нельзя рассматривать,

как неразрывную часть одного органического целого, то, понятно, нельзя говорить о самостоятельном ярусе, напр., когда он состоит из породы, в данных условиях неспособной постоянно размножаться семенным или вегетативным путем. А это мы как раз и имеем, если порода, способная, допустим, достигать размеров дерева первой или второй величины, в силу неблагоприятных условий существования растет в виде кустов, самостоятельно не размножающихся и существующих в данном типе лишь благодаря налету семян со стороны. Подобный случай мы имеем, напр., также тогда, когда порода, могущая при данных почвенных условиях расти в виде дерева, в силу периодической рубки все время растет в виде кустарника, как это иногда бывает с липой. Относить липу в этом случае с фитосоциологической точки зрения к подлеску было бы неправильно.

С этой точки зрения и третье, указанное выше нами определение ярусов исключительно по форме роста, свойственной вообще данной породе, будет с фитосоциологической точки зрения неприемлемым. Так, напр., граб, будучи деревом скорей второй величины, чем первой, входя в состав дубовых насаждений, может в одних типах, когда дуб прекрасно развивается и образует более высокий полог, быть в виде второго яруса, образуя второй полог под дубом, в других случаях, в силу недостаточно благоприятных условий для дуба последний не достигает больших размеров и вместе с грабом дает один полог, один ярус. В обоих этих случаях граб может плодоносить и самовозобновляться.

Итак, ко второму ярусу и ярусу подлеска мы может отнести только те породы, которые при данных условиях не могут достигнуть высоты вышерасположенного яруса, но в то же время способны к самовозобновлению. Если же порода не способна самовозобновляться, то она не представляет собою постоянной органически свойственной данному ярусу составной части. Она в него может входить лишь временно либо в силу своей молодости (подрост), либо угнетения.

Следовательно, мы строго должны различать временное пребывание породы в том или другом ярусе от постоянной принадлежности ему.

Если порода временно находится в данном ярусе, то при описании ее нужно отнести к тому ярусу, к которому она постоянно принадлежит, отметив, однако, что она достигла лишь высоты данного яруса благодаря молодости или угнетению.

Таким образом, точка зрения фитосоциолога на расчленение лесного сообщества на ярусы будет несколько отличаться от указанных точек зрения таксатора и лесовода.

Выше было указано, что у нас чаще всего принимаются 5 ярусов. Однако, были предложения придерживаться и другого

деления. Так, напр., Гульт (Hult) еще в 1881 г. предложил различать 7 ярусов:

5. Верхний древесный ярус.....	выше 6 м высотой
4. Нижний древесный ярус.....	” 6 ” ”
3. Подлесок (кустарники)	” 2 ” ”
2с. Верхний ярус травяного покрова..	” 8 дцм ”
2в. Средний ” ” ” ..	” 3 ” ”
2а. Нижний ” ” ” ..	” 1 ” ”
1. Напочвенный покров	до 3 см ”

Этого деления в новейшее время предлагает держаться и В. В. Алехин.

Однако, в этом делении отсутствует фитосоциологическая точка зрения, с которой нельзя обосновать как расчленение растительности, именно, на семь ярусов, так и установление указанных высотных пределов.

Английские авторы выделяют 4 основных яруса: 1) trees layer, древесный ярус, 2) shrub layer, кустарниковый ярус, 3) climbs, лианы и 4) ground vegetation, почвенный покров.

Принимая во внимание то, что сказано было о ярусе, как фитосоциологическом понятии, казалось бы, более логично было бы последовать тому делению, которое в последнее время предлагает Дю Риэ (Du Rietz) (древесный ярус, подлесок, травяной покров и напочвенный покров). Он также однако, устанавливает, подобно Гульту, высотные границы для каждого яруса. Такие указания на высотные границы ярусов вряд ли могут быть признаны вообще желательными. Для нас важно не то, что одни растения достигают такой высоты, а другие иной. Весь смысл ярусности в том, что, как говорилось, в целях более рационального построения сообщества, в целях более полного использования среды вся растительность дифференцировалась на определенные ярусы, различного фитосоциального значения. Поэтому, лучше охарактеризовать эти 4 яруса только так:

1-й ярус, древостой. Состоит из деревьев первой, второй или третьей величины.

2-й ярус, подлесок. Состоит из кустарников.

3-й ярус, травяной покров.

4-й ярус, моховой и лишайниковый напочвенный покров.

Однако, мелкие кустарники, как брусника, черника, багульник, голубика и проч., которые по своей фитосоциальной роли сходны с травянистыми растениями, относятся обычно к третьему ярусу, сюда же надо относить и малину.

Эти четыре яруса резко отличаются и по своим основным формам роста.

Дальше, каждый из этих четырех ярусов, если он ясно расчленяется в свою очередь на отдельные пологи, может подразделяться на подъярусы, которые, менее отличаясь по своим основным формам роста, все же имеют каждый свое фитосоциальное значение. Так, первый ярус часто можно разделить на два подъяруса, при чем второй подъярус и будет соответствовать ранее нами называвшемуся второму ярусу. Иногда, но гораздо реже, можно подметить даже три подъяруса в первом ярусе. Точно также и подлесок и травяной покров могут быть подразделены на подъярусы.

Но есть растения, которых отнести к определенному ярусу нельзя, напр., лианы (плющ, хмель), лишайники на стволах и т. п. Их будем относить к внеярусной растительности.

Рассматривая фитосоциальную роль растений в сложении растительной ассоциации, мы видим, что она бывает весьма различна. С этой точки зрения можно различить прежде всего две категории растений, наиболее отчетливо у нас установленные Пачоским (1910) и Высоцким (1915). Во-первых, растения необходимые, постоянные, более или менее прочно занимающие свое место, являющиеся главными потребителями почвенной влаги и питательных веществ и главнейшими производителями нарастающей органической массы. Они-то, в сущности, и составляют ассоциацию. Эти растения Пачоский называет компонентами, Высоцкий превидами, а Гордягин доминантами. Вторая категория элементов, участвующих в сложении ассоциации, составляет прямую противоположность первой. Она слагается из элементов, как будто случайных, временных, могущих быть или не быть, чаще всего однолетников. Они, однако, не вполне случайны для данной ассоциации, они являются также элементами, органически присущими данному сообществу, развивающимися лишь тогда, когда условия им благоприятствуют. Самое понятие этих двух категорий было выработано первоначально для степи. Поэтому для лучшего выяснения соотношения и роли компонентов и ингредиентов я приведу анализ степного сообщества, как его дает Пачоский (1917).

В степях быв. Херсонской губ. „такие элементы, как типчина (*Festuca sulcata*), ковылы и т. д., в сущности, и составляют сообщество. Они развиваются ежегодно, и без них мы бы уже имели дело с каким-то другим сообществом, а не с ковыльно-типчаковой степью. Само собою понятно, что они-то и будут типичнейшими компонентами. Однако, жизнь растительного покрова не повторяется каждый год во всех своих деталях. Так как внешние условия ежегодно меняются в известных пределах, то вполне естественно, что растительный покров должен отличаться также известной подвижностью, гибкостью

и пластичностью, чтобы использовать условия в каждом случае наиболее полно. Вполне понятно также, что растительный покров не может собою не отражать всех этих изменений, т.-е. должен и сам изменяться. Прежде всего вполне очевидно, что растительный покров не может не колебаться по своей массе.

Легко понять, что травостой влажного и засушливого года не могут быть одинаковыми, если бы даже не произошло никакого изменения в самом составе видов, слагающих эту



Фиг. 47. Разделение яруса травяного покрова на два подъяруса, верхний из орляка, *Pteris aquilica* и нижний разнотравный.

растительность. Но, как известно всякому, и этот последний не остается из года в год одинаковым, а изменяется в большей или меньшей мере в зависимости от типа сообщества и от условий. Прежде всего, если мы имеем сообщество, занимающее известную территорию, увлажняемую не слишком обильно и, как это всегда бывает, неодинаково в различные месяцы одного и того же года и разные годы, густота травостоя (величина дернин и их взаимное расположение) должна соотнобразоваться с некоторою среднею (даже ниже) величиною выпадения осадков, при условии, о котором было уже упомянуто, что в среднем этих последних на данной площади бывает не слишком много, как это характерно для степей. Если бы

этого не было, и транспирацию влаги пришлось бы исключительно регулировать только высотой травостоя, то могло бы при значительном недостатке осадков оказаться, что регулятор этот недостаточен. Влага испарилось бы все-таки слишком много, и растительности грозила бы гибель от ее недостатка. Тогда могло бы произойти то, что у нас на юге часто бывает с густыми посевами, которые выгорают и не дают при засухе даже того урожая, какой получается на полях с более редким хлебом. Очевидно, растительное сообщество, вырабатывавшееся десятками и сотнями тысячелетий, не может быть построено на таком шатком принципе. Оно должно иметь такую структуру, чтобы была возможна регуляция не только на высоту травостоя, но и на его густоту. Поэтому вполне естественно, что наш степной травяной покров построен по принципу заселения территории постоянными элементами лишь в таком размере, чтобы даже при продолжительной засухе не подвергнуться опасности окончательно погибнуть. Это значит, что степной покров из постоянных элементов не может быть сплошным. Очевидно также, что эта степень сгущенности или разреженности покрова будет находиться в соответствии с осадками. В степях, приближающихся к полупустынному типу, промежутки между компонентами должны быть больше, чем в степях луговых, где обеспеченность влагою гораздо выше. Итак, мы пришли к заключению, что компоненты степного сообщества должны оставлять незаселенные промежутки почвы, чтобы обеспечить себя влагою в засушливые периоды хоть в такой степени, чтобы не погибнуть окончательно.

Так как нет смысла, чтобы этот запас пространства, необходимый для обеспечения влагою постоянных элементов во время засушливых периодов, оставался неиспользованным в тех случаях, когда влаги достаточно или даже много, то вполне естественно, если в покрове степи будет находиться другая категория элементов, элементов временных, с очень коротким циклом развития, т.-е. ингредиентов, поселяющихся в свободных промежутках между компонентами, жизнь которых рассчитана на неопределенно продолжительное время. Такими ингредиентами являются некоторые злаки, напр., *Bromus squarrosus* (в конце весны) и *Eragrostis pectinacea* (летом и под осень). Таким же ингредиентом является *Trifolium arvense* (котики) и т. д. Некоторые ингредиенты рассчитаны на использование влаги поздно осенью для развития розетки, когда жизнедеятельность компонентов закончена, и рано весной (для цветения и плодоношения), когда жизнь многолетников еще не началась. Примером такого типа элементов может служить крупка весенняя (*Erophila verna*). Одним словом, эти кратковременные элементы имеются про запас для всяких случаев

и условий. Прямым последствием их второстепенной роли в сообществе является способность давать большие „волны жизни“. То эти растения появляются сразу в массах, то, напротив, проходят иногда годы, когда их вовсе нет на степи. Очевидно, такая особенность должна быть связана с известной особенностью прорастания семян. Она заключается именно в том, что семена прорастают даже при благоприятных условиях не все, а часть их остается в покоящемся состоянии до другого благоприятного для прорастания случая. Само собою понятно, что продолжение существования однолетников в будущем исключительно связано с семенами, так как это единственная часть этих растений, которая к концу вегетации не отмирает (иногда эту роль на себя принимают другие органы, напр., почки или луковички). Поэтому однолетник, все семена которого при первом удобном случае прорастали бы сполна, очень легко мог бы погибнуть окончательно, так как вполне возможно, что после момента, вызвавшего к прорастанию весь запас его семян, условия сложатся для этого растения столь неблагоприятно, что оно погибнет до того момента, когда бы могли созреть его семена.

Однако, ингредиенты нужны не только для того, чтобы выполнять указанные выше нормальные промежутки между компонентами. В жизни растительного покрова очень часты случаи, когда этот покров насильственно пропадает на большем или меньшем пространстве. Если бы восстановление подобных изъянов в растительном покрове было основано на заселении их опять одними многолетниками-компонентами, то это могло бы совершиться не скоро, так как многолетник требует значительного времени для своего развития. Очевидно, присутствие ингредиентов значительно ускоряет процесс заселения участков с пропавшим нормальным растительным покровом. Ингредиенты же временно заселяют такой участок, а затем постепенно сами вытесняются в известной последовательности более постоянными многолетними элементами (часто сначала, в особенности, если почва изменила структуру, т.-е. была взрыхлена, поселяются травы корневищного типа или с рыхлыми дерновинами, не занимающими безраздельно для себя известного пространства).

Кроме этих двух понятий компонентов и ингредиентов, Ильинский (1921 г.) различает еще тип семиингредиентов, или квазикомпонентов, которые стоят как бы на пороге между ингредиентами и компонентами. Примером может служить *Alectorolophus major* на лугах. С одной стороны, как однолетник и полупаразит, он должен быть причислен несомненно к ингредиентам, с другой, также несомненна его высокая приспособленность к жизни именно в данном сообществе,

наряду с сильной изменчивостью его встречаемости в разные годы. В отношении же разграничения компонентов и ингредиентов Ильинский не согласен с Пачоским, что ингредиенты могут быть органически присущи данной ассоциации. Он считает, что раз они являются в данной ассоциации элементами коренными, а не результатом случайного, более или менее катастрофического вмешательства человека или животных в жизнь сообщества и отсутствуют нормально в других сообществах, их надо относить к компонентам. В качестве примера таких растений он приводит орхидеи и *Moneses grandiflora* наших северных лесов.

Это разногласие зависит от того, что понятия компонента и ингредиента были выработаны Пачоским для степи и они целиком для других типов растительности не могут быть применимы. Если мы желаем установить такие категории растений по их роли в сложении и жизни сообщества, чтобы они были применимы ко всем типам растительности, приходится в указанные выше определения понятий вводить существенные изменения.

Так как в одно сообщество входят обычно растения не только различной экологии, но и различного значения в построении сообщества, т.-е. различной фитосоциальной роли, то поэтому среди них могут быть установлены особые фитосоциальные типы. Ближе подходят сюда эти понятия компонента и ингредиента, а также категории, названные Г. Н. Высоцким (1915 г.), „социальными классами“. Это выражение мне не кажется удачным, так как „социальные классы“ в человеческом обществе имеют определенное значение. Для этого понятия мною был предложен термин „фитосоциальный тип“. Вообще же, классы Высоцкого не совсем аналогичны тому, что я называю фитосоциальными типами. Из описания Г. Н. Высоцкого социальных классов целины сухой степи на каштановом суглинке, устанавливаемых главным образом на основании строения подземных органов, следует, что его классы суть морфолого-экологические группы. Выделение этих групп является, без сомнения, очень ценным для фитосоциологии, но этого еще мало, чтобы говорить о социальных классах, или типах. Последние должны быть устанавливаемы на основании всей той роли, какую они играют в жизни сообщества.

Шенников считает, что для установления фитосоциальных типов методами могут служить: во-первых, определение количества, объема и пространства, занимаемого данными видами в сообществе—этим определяется место, занимаемое видами в структуре сообщества, во-вторых, фенологические наблюдения над всем сообществом в целом, что устанавливает периодичность развития типа в процессе развития всего сообщества,

и, в третьих, культуры данных видов в питомнике при разных фитосоциальных условиях и опыты с изменением фитосоциальных условий в природе, что даст возможность выяснить характер и степень взаимной обусловленности разных классов между собою. К этому я добавил бы еще необходимость выяснения того, как идет использование среды различными растениями, в какой мере те и другие из них используют то, что дает им среда, и в каком порядке идет это использование, т.е. выяснение физиологического режима растений. Вместе с этим должно идти изучение сравнительной приспособленности к социальной борьбе отдельных видов (об этом см. выше) и степень их влияния на изменение среды.

Только выяснив все это и сопоставив данные для каждого растения, мы в состоянии установить фитосоциальные типы. Ясно, что для достижения этого не только не достаточно экскурсионного метода, но необходимо длительное стационарное и опытное изучение как целого сообщества, так и в отдельности составляющих растений. Поэтому мы в настоящее время еще ни для одной группы ассоциаций не можем точно установить слагающие ее фитосоциальные типы.

Как первую попытку в этом роде, я проведу характеристику фитосоциальных типов, сделанную Г. И. Поплавской¹⁾ и мною для заповедной степи Аскания-Нова в 1923 г.

I. Эдификаторы²⁾.—Созидатели, строители сообщества, до некоторой степени соответствуют „доминантам“ Гордягина.

А. Аутохтонные, т.е. растения, являющиеся строителями сообщества в самобытных условиях на данных местобитания без влияния человека или животных. На других местобитаниях иногда некоторые из них могут относиться к следующей группе.

В. Дегрессивные³⁾, т.е. растения на данном местобитании так произрастающие, что являются строителями сообщества, но при изменении растительного покрова под влиянием человека и животных. Без этого влияния они входят в состав сообщества лишь как ассектаторы (см. ниже). Они делаются эдификаторами лишь временно, уступая место аутохтонным эдификаторам при устранении этого влияния. На других

Поплавская, Г. И. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова. „Жур. Рус. Бот. Общ.“ 9. (1923) 1925.

²⁾ Эдификатор („edificateur“) термин, предложенный в близком к этому смысле Braun-Blanquet и Ravillard'ом (l. c, стр. 5).

³⁾ Дегрессия, или дигрессия—термин, предложенный, как сказано выше, Г. Н. Высоцким в смысле изменения самобытной растительности благодаря нарушениям ее (см. Г. Высоцкий, l. c, стр. 1143 и В. Сукачев „О терминологии в учении о растительных сообществах“. „Жур. Рус. Бот. Общ.“, т. 2, 1917 г.).

местообитаниях, а часто при другом климате они являются аутохтонными эдификаторами. Напр., в самобытной ассоциации ковыльной степи аутохтонными эдификаторами являются *Stipa capillata*, *St. Lessingiana*, *St. Zaleskii*; при выпасе же, в зависимости от степени его интенсивности, эти эдификаторы уступают место депрессивным эдификаторам—*Festuca sulcata*, *Poa bulbosa*, *Artemisia austriaca*. На других местообитаниях эти же растения делаются аутохтонными эдификаторами, напр., *Festuca sulcata* в ассоциациях подовой растительности, *Poa bulbosa* в более южных сухих степях.

II. Ассектаторы—растения, хотя и встречающиеся в данной ассоциации и являющиеся соучастниками в построении сообщества, но сами мало влияют на создание фитосоциальной среды внутри его.

A. Аутохтонные, т.е. растения, входящие в состав самобытного покрова; они являются закономерно входящими в него в естественном его состоянии.

1. Эдификаторофилы—растения, охотно селящиеся среди густых зарослей эдификаторов, не страдающие от их влияния, иногда даже нуждающиеся в нем, но часто могущие существовать и без него.

а) Ранне-весенние—*Myosotis arenaria*, *Androsace elongata*.

б) Поздне-весенние—*Ranunculus oxyspermus*, *R. illirycus*.

с) Летние.

1-й ярус—возвышающиеся над эдификаторами, многолетники, с глубокоидущей корневой системой, большею частью с широкоразветвленными сильными стеблями. Напр., *Salvia Aethiopsis*, *Pastinaca graveolens*, *Cachrys odontalgica*, *Phlomis tuberosa*, *Lactuca Scariola*, *Serratola xeranthemoides*, *Verbascum phoeniceum*, *Eryngium campestre*, *Carduus uncinaus*.

2-ой ярус—надземные части располагаются на той же высоте, как и у эдификаторов. Напр., *Agropyrum crispatum*, *Koeleria gracilis*, *Carex Schreberi*, *Centaurea diffusa*, *Crepis tectorum*, *Tragopogon major*, *Falcaria Rivini*, *Ferula caspica*, *Trinia hispida*, *Medicago falcata*, *Dianthus guttatus*, *D. leptopetalus* и др.

3-й ярус—низкие, целиком располагающиеся под эдификаторами. Напр., *Herniaria glabra*, *Filago arvensis*, *Galium pedemontanum*.

2. Эдификаторофобы.—Избегающие густых зарослей эдификаторов, занимающие прогалинки между ними, явно не выносящие их социального влияния.

а) Ранне-весенние.

α) Сплошь выполняющие промежутки. Напр., *Draba verna*, *Holosteum umbellatum*, *Viola arvensis*, *Veronica triphyllos*, *Lamium amplexicaule*, *Sisymbrium thalianum*.

β) единичные—*Tulipa Schrenkii*, *Gagea bohemica*, *G. bulbifera*, *G. pusilla*, *Iris pumila*, *Taraxacum laevigatum*

б) Поздне-весенние.

а) Сплошь выполняющие промежутки. *Cerastium ukrainicum* Pacz. *Arenaria serpyllifolia*, *Alyssum minimum*, *Veronica verna*, *Trigonella monspeliaca*, *Carex stenophylla*, *Valerianella costata*.

β) единичные—*Bellevalia ciliata*.

с) Летние.—*Trifolium arvense*, *Bromus squarrosus*, *Polycnemum arvense*, *Gypsophila stepposa*.

С. Адвентивные. Растения, случайно попавшие в сообщество, нормально не свойственные данной ассоциации. Это может быть результатом заноса животными или человеком („сорные“ растения в узком смысле слова) или случайного заноса разными агентами растений, из других ассоциаций. Напр., *Lepidium perfoliatum*, *Delphinium Consolida*, *Sisymbrium Sinapistrum*, *Anthemis ruthenica*, *Lithospermum arvense*, *Convolvulus arvensis*, *Erodium cicutarium*.

Приведу еще другую попытку установления фитоциальных типов для буковых лесов Крымского Государственного Заповедника, сделанную Г. И. Поплавской.

Если рассмотреть растения, отмеченные в буковых ассоциациях Крымского Заповедника, в отношении их участия в сложении ассоциаций, то можно видеть, что фитоциальная роль их под пологом главного создателя буковых ассоциаций—*Fagus taurica* не везде одинакова. Так, мы имеем целый ряд растений, которые являются соучастниками в построении сообществ в с е х буковых ассоциаций. Затем имеются еще растения, участие которых в созидании буковых ассоциаций возможно лишь при несколько нарушенном пологе самого бука. Необходимо также еще выделить те растения, которые, хотя и являются соучастниками в построении буковых сообществ, но которые попадают в сообщество случайно, и нормально эти растения не свойственны данной ассоциации. Нахождение таких растений в той или иной ассоциации может быть результатом заноса их животными, человеком или какими-либо иными агентами. Это будут названные выше адвентивные растения.

На основании этого Г. И. Поплавская дает следующую схему фитоциальных типов буковых лесов Крымского Заповедника (приводится в некотором сокращении).

I. Эдификаторы—созидатели, строители сообщества.

А. Аутохтонные, т.е. растения, являющиеся строителями общества в самобытных условиях на данном местобитании, без влияния человека или животных.

Таким эдификатором аутохтонным является для буковых ассоциаций—*Fagus taurica*, крымский бук.

В. Дегрессивные, т.-е. растения, которые также являются строителями сообщества, но лишь при некотором вмешательстве человека и животных в жизнь сообществ. Без этого влияния они входят в состав сообщества лишь как ассектаторы (см. ниже). Они делаются эдификаторами лишь временно, уступая место аутохтонным эдификаторам при устранении этого влияния.

Таким дегрессивным эдификатором является граб—*Carpinus Betulus* на буковых лесосеках.

II. Ассектаторы — растения, хотя и встречаемые в данной ассоциации и являющиеся соучастниками в построении сообщества, но сами мало влияют на создание фитосоциальной среды внутри его.

А. Аутохтонные, т.-е. растения, входящие в состав самобытного покрова; они являются закономерно входящими в него в естественном состоянии.

1. Растения 1-го яруса.

Напр.:

Carpinus Betulus
Fraxinus excelsior

2. Растения яруса травяного покрова.

Напр.:

Ранне-весенние	}	<i>Asperula odorata</i>
		<i>Dentaria quinquefolia</i>
		<i>Primula acaulis</i>
		<i>Galanthus plicatus</i>
		<i>Viola silvestris</i>
Поздне-весенние	}	<i>Mercurialis perennis</i>
		<i>Carex digitata</i>
		<i>Polygonatum officinale</i>
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>
		<i>Cynoglossum germanicum</i>
Летние	}	<i>Lathyrus aureus</i>
		<i>Arum orientale</i> .
		<i>Poa nemoralis</i>
		<i>Bromus variegatus</i> .
		<i>Dactylis glomerata</i>
		<i>Lactuca muralis</i>
		<i>Lampsana grandiflora</i>
		<i>Salvia glutinosa</i>

В. Адвентивные — растения, случайно попавшие в сообщество, нормально не свойственные данной ассоциации. Напр.:

<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Chelidonium majus</i>
<i>Galium verum</i>	<i>Geranium Robertianum</i>
<i>G. boreale</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>Lamium purpureum</i>	<i>Astragalus glycyphylus</i>
<i>Urtica dioica</i>	<i>Solidago virga aurea</i>

Эти примеры я привел, чтобы показать, в каком направлении надо идти, устанавливая фитосоциальные типы. Против частностей в этих примерах можно и сейчас сделать возражения; в дальнейшем, при изучении этого вопроса, в эту схему типов придется, конечно, ввести еще и существенные изменения. Для фитоэкологии крайне важно установление таких типов; они должны синтезировать все фитосоциально важные свойства растений и ясно показать место и роль каждого растения в сложении и жизни сообщества. Несомненно, правильно установленные фитосоциальные типы не только должны дать нам ясное представление о сообществе, как оно представлено в данный момент перед нами, но они должны осветить нам и путь дальнейшей эволюции, их динамику вообще; об этом, однако, будет изложено ниже.

Все рассмотренные черты сложения сообщества познаются путем его анализа. Но есть ряд признаков, которые выявляются при сравнении ряда сообществ одной ассоциации или различных ассоциаций. Первые, как теперь иногда говорят, познаются аналитически, вторые—синтетически.

При установлении синтетических признаков ассоциации, крайне важно пользоваться статистическим методом.

В последние годы, как известно, статистический метод в фитоэкологии применяется очень широко, получив особенное развитие в Швеции и Финляндии. Не останавливаясь на этом вопросе подробно, наметчу лишь те направления, в которых желательно вести статистическую обработку материала.

Прежде всего надо строго различать тот материал, который нам дает возможность подойти к изучению строения отдельного сообщества и тот, который может послужить к пониманию сложения целой ассоциации.

Первого рода материал мы имеем в результате заложения значительного числа маленьких пробных площадок в пределах одной пробной площади, площадок, которые мы будем далее называть для краткости Раункиэровскими, так как, как было упомянуто выше, широкое применение массовых маленьких площадок для изучения сообществ связано с именем Раункиэра.

Второго рода материал может быть получен при сравнении и статистической обработке данных больших пробных площадей, заложенных в разных местах ассоциации. Хотя метод взятия таких пробных площадей для характеристики растительности с выведением встречаемости растений впервые начал применяться почти одновременно и независимо друг от друга в Швейцарии (1907) и России (1908), однако, первоначально эти пробные площади, как упоминалось выше, брались не строго опре-

деленных размеров. Впервые вполне определенные размеры пробных площадей и разносторонняя статистическая их обработка были применены для фитосоциологии лесов Финляндии в работе Ильвессало, поэтому далее эти пробные площади и будут именоваться Ильвессаловскими. Однако, несомненно, наибольшая заслуга в деле введения статистического метода в фитосоциологию принадлежит Упсальской школе фитосоциологов и в особенности Дю Риэ (Du Rietz). В дальнейшем я и буду в значительной степени базироваться на работах названных авторов.

Остановимся сначала на приемах обработки данных больших пробных площадей, Ильвессаловских площадей.

В сводном списке растений, зарегистрированных на всех Ильвессаловских площадях в данной ассоциации, необходимо иметь графу, на скольких пробных площадях данное растение было зарегистрировано, независимо от степени его господства на той или иной пробной площади. Эти цифры дают нам представление о „константности“ видов (Konstanz), понятие, введенное в обиход Брокман-Ерошем и теперь обычно применяющееся на Западе. Надо заметить, что „константность“ в новейшей фитосоциологической литературе употребляется не всегда в одинаковых смыслах. Только что сказанное определение константности поддерживается швейцарской школой и имеет в виду ассоциацию на всей ее площади распространения или на большей ее части. При этом определении степени константности исходят из описаний Ильвессаловских площадей. В Швеции же часто понятие константности понимается более узко. Степень константности, согласно Упсальской фитосоциологической школе, выводится на основании взятия большого числа маленьких пробных площадок (гл. обр. 1—4 кв. метр.), независимо от того, взяты ли они в одном конкретном сообществе или в ряде сообществ одной ассоциации, различая лишь константность либо по отношению всей ассоциации, либо отдельных ее сообществ. Браун-Бланке, Рюбель и Килин (Braun-Blanquet, Rübél et Kylin) особенно выдвигают необходимость строго различать эти понятия, отличая те случаи, когда речь идет обо всей ассоциации и те, когда говорят о ее отдельном сообществе. Если придерживаться первоначального смысла в соответствии с швейцарской школой, то степень константности есть степень постоянства нахождения вида в ряде сообществ, относящихся к одной ассоциации. Так дальше мы и будем понимать этот термин. Для того, чтобы цифры константности давали надежное представление о степени константности вида, постоянства его в данной ассоциации, необходимо, чтобы пробные площади были заложены в значительном числе и равномерно в ассоциации по всей изучаемой территории. При этом понятно, что степень кон-

стантности будет меняться, будем ли мы иметь в виду лишь один лесной массив или же целую губернию или всю область распространения данной ассоциации. Лучше всего выражать константность в % числа площадей, где вид был зарегистрирован, от всего числа заложённых в данном типе пробных площадей, принимая последнее за 100.

Большую частью степени константности разбивают на 10 классов по десяткам. Тогда, например, мы можем получить такие ряды:

Классы константности	90—100%	80—90%	70—80%	60—70%	50—60%
Число видов	7	1	3	3	3

Классы константности	40—50%	30—40%	20—30%	10—20%	1—10%
Число видов	1	4	7	9	8

Этот пример взят для ельника с преобладанием черники в покрове из работы Ильвессало для Финляндии. Это показывает, что видов, которые имели встречаемость, т.-е. были зарегистрированы на 90% и свыше пробных площадей было 7 и т. д. Браун-Бланке предлагает для оценки константности пользоваться цифрой 5-ти балльной системы, объединив указанные классы по два, считая высшим классом 5, охватывающий константность от 80—100%. Однако, лучше прямо выражать константность в %, как указано выше.

Если у нас было взято большее число пробных площадей в ассоциации, например, 20—25 и свыше, то мы можем получить интересный вариационный ряд, показывающий, как варьирует число видов на площадке, т.-е. сколько было площадок, напр., с 10, с 20, с 30 и т. п. видами. Отсюда мы можем получить наиболее часто встречающееся и среднее число видов на одной площади.

Вариационный ряд для наглядности можно рекомендовать изображать графически, в виде кривой, отложив на оси абсцисс число видов по пяткам или десяткам, а на оси ординат числа, показывающие, на скольких площадях было встречено данное количество видов.

Полученная, таким образом, кривая изменения числа видов по отдельным пробным площадям (сообществам) имеет обыкновенно одну вершину и по форме то более, то менее приближается к нормальной вариационной кривой. Сравнение таких вариационных кривых для нескольких типов покажет нам наглядно характер варьирования числа видов на площадках. Из вариационного же ряда можно вывести путем методов вариационной статистики коэффициент изменчивости и среднюю

ошибку определения среднего числа видов на площади. Как среднее число видов, так и наиболее часто встречающееся (так наз. „мода“) и коэффициент изменчивости могут быть характерными для ассоциации. Напр., по исследованиям Ильвессало, в Финляндии оказалось, что чем более производительна ассоциация, тем большее число видов наблюдается как общее для данной ассоциации, так и среднее для пробной площади. Так же сильно варьирует и коэффициент изменчивости в более производительных ассоциациях.

Среднее число видов на пробной площади может быть названо, следуя А. П. Ильинскому, коэффициентом пестроты ассоциации, так как понятно, чем более эта цифра, тем более разнообразен растительный покров ассоциации.

Эти же данные дадут нам возможность выяснить коэффициент дисперсии или степень рассеянности видов ассоциации, что можно получить, согласно предложению Г. И. Поплавской, разделив общее число видов в ассоциации на среднее число видов на пробной площади. Все эти данные для понимания сложения ассоциации имеют существенное значение.

Далее мы можем составить кривые также и для степеней константности, отложив на оси абсцисс вышеназванные классы константности, выраженные в процентах от всего числа заложенных в данной ассоциации пробных площадей, а на оси ординат, отложив число видов каждой степени константности. Согласно предложению Брокман-Ероша, те виды, которые встречаются больше чем на 50% пробных площадей, называются „константами“. По Дю Риэ же константами следует называть лишь виды, имеющие степень константности не менее 90% (он имел в виду маленькие площадки). Кривые константности для каждого типа имеют свой вид, при чем, как общее правило, кривые имеют более или менее V-образную форму, т.-е. что видов с небольшой константностью (константов) и с наименьшей будет больше, чем видов средней степени константности. Эта закономерность, выведенная фитосоциологами Упсальской школы для маленьких (1—4 кв. м) площадок, как следует из данных Ильвессало, имеет место и для больших пробных площадей. Однако, необходимо проверить, применим ли этот „закон константности“ ко всем типам. Упсальские фитосоциологи считали, что повышение кривой над малыми степенями константности есть результат взятия небольшого числа пробных площадей, при их же увеличении этот максимум исчезает. Однако, это положение требует подтверждения, так как, напр., Уранов показал, что для степи это повышение кривой при минимальных степенях константности остается и при значительном увеличении числа пробных площадей. Кри-

вые, полученные таким образом для ассоциации, „кривые константности“ (Konstanzkurve), надо отличать, согласно Килину (Kylin), от „кривых встречаемости“ (Frequenzkurve), которые выводятся для отдельных сообществ на основании взятия большого числа маленьких пробных площадок.

Эти же данные позволят нам подойти ближе к более точному выяснению того, насколько ассоциация равномерно сложена, насколько она гомогенна. Однако, однородность, или гомогенитет ассоциации, может быть двоякого рода; можно говорить о физиономическом гомогенитете и о флористическом гомогенитете, как это и было указано Шеррефом. Первый зависит от зрительного впечатления и определяется, прежде всего, равномерностью распределения большей частью немногих, но доминирующих видов, второй же определяется сходством флористического состава ассоциации в разных ее частях. Если степень физиономического гомогенитета улавливается на глаз, то для второго это не так легко сделать. Для этого, прежде всего, могут быть использованы кривые константности, которые, давая наглядное представление о числе видов с высшей степенью константности, в то же время говорят и об однородности типа. Чем больше видов с высшими степенями константности, тем больше однородность видового состава типа, тем больше его гомогенитет.

Для этой же цели финляндские авторы—Пальмгрен, Бренер и Ильвессало строят несколько иные кривые. В частности, Ильвессало составил такие кривые для разных типов леса, отложив на оси абсцисс число пробных площадей в процентах от всех пробных площадей, заложенных в данном типе, а на оси ординат число видов растений в % от всего числа видов, зарегистрированных во всех типах.

Если на оси абсцисс % площадок помещать в убывающем порядке слева направо, то в результате каждая ассоциация представлена будет вогнутой кривой, поднимающейся слева направо. Такие кривые финляндские авторы называли линиями конституции типа (Konstitutionslinien), однако, быть может, их более удобно будет называть кривыми гомогенитета (Homogenitätsskurve), сохранив за первыми значение однородности внутри сообщества, как это особенно выдвигает Килин (Kylin). Ильвессало из своих кривых делает тот важный вывод, что, чем выше располагается на графике такая кривая типа, тем тип более производителен. Килин рекомендует на оси ординат наносить % общих видов не от всего числа зарегистрированных видов во всех типах, а от числа видов данного типа. Тогда кривые получают другой вид, сходясь в своем начале и конце. Килин, подвергнув кривые математическому анализу, делает тот вывод, что чем выше располагается кри-

вая гомогенитета ассоциации, тем больше ее гомогенитет, т.-е. больше сходство ее флористического состава. При этом понятно, чем больше в кривых расхождения в левых частях, тем больше разницы в степени однородности их флористического состава.

Однако, представление о степени однородности флористического состава ассоциации может быть получено и пользуясь так называемым коэффициентом общности Жаккара. Его применяют следующим образом. Если, напр., на одной пробной площади в мшистом еловом лесу было зарегистрировано, допустим, 20 видов, а на другой 16, из которых общих оказалось 12, то всего на двух пробных площадях было встречено $(20 + 16) - 12 = 24$ видов. Выражая теперь число общих видов 12 в % от всего числа видов 24, мы будем иметь 50%, что и будет представлять собою коэффициент общности флористического состава двух пробных площадей. Вычислив коэффициент общности для каждой пары взятых нами пробных площадей и взяв среднее из них, получим средний коэффициент общности для ассоциации. В. В. Алехин, применивший этот метод к луговым ассоциациям, нашел его равным в среднем около 33% и считает его важным для более глубокого познания ассоциации.

Для более простого и быстрого суждения о степени различия или тождественности состава разных пробных площадей одной и той же ассоциации можно воспользоваться приемом А. П. Шенникова, который основывался не на всем списке растений, а на нескольких наиболее распространенных видах и определял степень константности их в совокупности. Отбрав, например, 4 наиболее распространенных вида, он выяснил, что все они вместе были встречены на 53 пробных площадях из 100, т.-е. в отношении постоянства совместного нахождения всей этой группы сообщество имело 53% тождественности. А. П. Шенников этим приемом пользовался для определения степени тождественности одного сообщества, но его можно применить также и для ассоциации. Полученные таким образом данные, конечно, не могут иметь то значение, какое получается при сравнении списков растений полностью, они скорее будут соответствовать тому, что выше было названо физиономическим гомогенитетом, так как последний, обычно, и зависит от массового развития немногих видов.

Аналогичная вышеизложенной обработка может быть произведена с материалом, полученным от закладки Раункиэровских площадок для выяснения сложения отдельных сообществ. В этом случае также желательно прежде всего установить, на скольких пробных площадках было найдено то или другое растение, т.-е. частоту его встречаемости (Frequenz). Это

даст нам возможность составить кривую встречаемости видов, подобную кривой константности. Аналогично же мы составляем вариационный ряд, показывающий, как изменяется число видов на площадке. Из этого ряда получаем среднее и наиболее часто попадающее на площадке число видов, затем коэффициент изменчивости числа видов на площадке и вычерчиваем по вариационному ряду кривую его. Можем получить также коэффициент пестроты для сообщества и можем так же, как для всего типа, вычислить коэффициент дисперсии видов для сообщества. От этих же данных возможно перейти к степени однородности сложения сообщества, что нам покажут кривые встречаемости. Так же мы можем составить кривые для отдельных сообществ (*Konstitutionskurve*), аналогичные кривые гомогенитета. Наконец, возможно вычислить коэффициент общности отдельных площадок в одном сообществе по методу Жаккара.

Однако, от постоянства видов надо отличать т. наз. верность видов данной ассоциации (*Gesellschaftstreue*, *Fidélité*), т. е. тесную приуроченность видов только к данной ассоциации. Браун-Бланке различает в этом отношении три основных категории видов: характерные спутники (*compagnes*, *Begleiter*) и случайные (*accidentelles*, *zufällige*), разделяя первую категорию на три степени характерности, а вторую на две степени. При этом можно говорить о степени характерности вида как для отдельной ассоциации, так и для групп ассоциаций, напр., для *Pinetum cladinosum* характерны *Cladonia silvatica*, *rangiferina*, *alpestris*, для целой группы еловых лесов *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и проч.

Говоря о растениях, характерных для известных ассоциаций, нельзя забывать, однако, того интересного факта, что растение, характерное для данной ассоциации в данной местности, в другой области может встречаться уже в другой ассоциации. Так, например, растущий в буковом лесу ясменник (*Asperula odorata*) в Западной Европе обыкновенно считают показателем так называемого мягкого гумуса, уже разложившегося, не имеющего резко кислой реакции. Но у нас, в России, он встречается нередко и в таких лесах, где резко выражен характер кислого гумуса, например, в осиновых лесах, где после вырубки дуба часто листья переплетены, почти сшиты, грифами грибов и образуют кислый, грубый гумус. Другой пример: *Lycopodium Selago* у нас характерен для еловых лесов, но он встречается также в тундре и в альпийском поясе (на гольцах) некоторых гор Сибири. Затем, *Triglochin maritimum* весьма характерен для солончаков, но он был найден на сфагновом болоте Флеровым во Владимирской губ., а мною на Байкале (обильно).

И таких растений можно было бы привести целый ряд. Это обстоятельство говорит, как неосторожно выводы, сделанные по отношению данного растения в данной местности, переносить на другую. Поэтому же, когда мы говорим, что данное растение характерно для таких-то условий, что оно является их показателем, то из осторожности необходимо прибавлять— для данной местности. В другой стране это же растение может и не быть показателем этих условий. Эти случаи, несомненно, являются весьма интересными и с фитосоциологической и с экологической точек зрения и заслуживают подробного изучения.

Таким образом мы можем с самых различных точек зрения рассматривать участие вида в данной ассоциации. При чем, как правило, чем более устойчива ассоциация, тем из более разнообразных по экологии видов она состоит. Это дает возможность ассоциации выносить, не разрушаясь, довольно значительные перемены климата в течение ряда лет. Мы уже видели из рассмотрения состава степи Аскания-Нова, описанной Пачоским, что там имеются специально виды, приспособленные к годам, более чем обычно влажным, когда они только и развиваются. В сухие же годы их не видно, они либо в виде семян, либо в виде подземных частей незаметно переживают эти неблагоприятные для себя периоды. Раменский указывает, что на лугах, например, мы имеем одни виды, рассчитанные на годы избыточного увлажнения, другие на годы засухи, третьи на умеренные годы и т. п. В силу этого одна и та же ассоциация или одно и то же сообщество в годы, различные по климату, будут сильно отличаться по своему виду даже в одно и то же время года. По существу их состав будет оставаться один и тот же, так как виды в неблагоприятные для них годы будут проводить время в покоящемся состоянии или так слабо развиваться, что маскируются другими видами, которые в данный год особенно роскошно развились, а в другие могут также лишь прозябать. Поэтому подобно тому, как есть фенологическая смена аспектов в течение вегетационного периода, так точно можно говорить о хронологической смене аспектов в течение ряда лет. В этом случае еще нет смен сообществ и нельзя говорить о якобы неустойчивости во времени ассоциаций, как это делает Раменский. Напротив, как это следует и из приводимых примеров Раменского, так и хорошо показано Шенниковым, ассоциации в общем обладают значительной устойчивостью во времени и меняются лишь по годам их аспекты. Таким образом на крупные смены аспектов по годам накладываются смены аспектов по сезонам года, т. е. хронологические смены аспектов, в свою очередь, слагаются из фенологических смен аспектов. Это показывает, что для вполне ясного представления об ассоциации недостаточно даже изучить

ее в разные периоды года, но надо наблюдать ее в течение ряда лет. Понятно, могут быть такие катастрофические годы, когда климатические условия столь резко меняются, что на данном местообитании все или часть растений вовсе убиваются. Тогда уже можно действительно говорить о смене ассоциаций, но об этом будет сказано ниже.

Таким образом *смена аспектов ассоциаций*, являясь внешним выражением принципа наиболее полного и непрерывного использования растительностью производительных сил данного местообитания, может быть двоякого рода:

1) *Фенологическая смена аспектов*, протекающая в течение одного вегетационного периода.

2) *Хронологическая смена аспектов*, проявляющаяся в течение ряда лет, отличающихся различными климатическими особенностями.

Изучая морфологию ассоциации, мы можем поставить себе вопрос, как велика должна быть площадь, взятая в данной ассоциации, чтобы на ней мы имели представленными все характерные черты ассоциации, т.-е. достаточная для того, чтобы по ней получить ясное представление об ассоциации. Эту площадь Раменский предложил назвать *площадью выявления*. Шведские авторы ее называют *минимальным ареалом*.

Величина минимального ареала, конечно, будет различна для разных ассоциаций и в общем, чем беднее видовой состав ассоциации, чем однороднее она построена, тем меньше эта площадь. По данным Дю Риэ, для моховых сфагновых болот или бедных тундровых ассоциаций этот минимальный ареал равен долям одного квадратного метра, а для травяного покрова в лесных ассоциациях колеблется в пределах 1—4 кв. м. И так как Дю Риэ и некоторые другие шведские авторы характерным для ассоциации считают ее константы, то минимальный ареал в их представлении и будет такая площадь, на которой уже выявлены все константы данной ассоциации. Однако, Ильвессало дает совершенно другие, гораздо большие цифры. По его данным, например, чтобы быть достаточно уверенным, что по крайней мере 90% всех видов свойственных данному типу будут захвачены пробной площадью, необходимо в типе с господством черники иметь пробную площадь в 83 кв. м, а в типе с вереском в 55 кв. м. Эти расхождения понятны, так как взяты различные принципы определения минимального ареала. Однако, исследование последнего времени ряда авторов (Уранов, Коновалов, Поварницын и др.) показали, что и пользуясь принципом Дю Риэ в определении минимального ареала, все же получаем цифры для него, значительно превосходящие даваемые Дю Риэ.

Однако, если мы будем стоять на точке зрения здесь развиваемого понимания растительной ассоциации, то в качестве основания для определения площади выявления ассоциации надо взять наличие всего характерного для ассоциации, а не только 90% всех видов, существенных ей, т.е. константы, которые по существу и не могут считаться характерным признаком для ассоциации. Но с такой точки зрения этот вопрос еще совсем не разработан. Несомненно, идея о площади выявления ассоциации очень интересна и важна и дальнейшая разработка этого вопроса по отношению различных ассоциаций весьма желательна.

Наконец, нельзя не упомянуть о закономерности, которую пытается установить Аррениус и некоторые другие авторы для соотношения между величиной площадки и средним числом видов или констант, попадающих на нее. Эту закономерность Аррениус выражает следующей формулой: $\frac{y}{y_1} = \left(\frac{x}{x_1}\right)^n$, где y — величина площадки с числом видов x , и y_1 — величина площадки с числом видов x_1 , n — постоянная величина, для разных ассоциаций различная, напр., для соснового леса с черничным покровом $n = 6,6$, для соснового леса с брусничным покровом $n = 12,5$, для асс. *Empetrum nigrum* $n = 2,5$ и т. п. Оказывается, в действительности эта закономерность в природе довольно хорошо подтверждается и дает возможность, зная среднее число видов, зарегистрированных на площадке данного размера, напр., в 1 кв. м, вычислить, сколько видов окажется в среднем на площадках в 4,10 и т. д. кв. метров.

Приведу следующий пример из работы Du Rietz.

Величина площадки в кв. м	Мшистый черничный сосновый лес.		Вересково-лишайниковый бор.	
	В природе.	Вычислено по формуле ($n = 6,6$).	В природе.	Вычислено по формуле ($n = 8,4$).
1	2,61	2,61	1,56	1,56
4	3,20	3,22	1,90	1,88
25	4,25	4,25	2,20	2,29
100	4,96	5,24	2,69	2,70
400	5,89	6,47	3,05	3,18
1600	6,95	7,98	3,50	3,75

Как видим, согласованность вычисленных и в действительности наблюдаемых средних общего числа видов на площадках

хорошая. В последнее время были предложены и другие формулы, выражающие зависимость между величиной площадки и числом видов ¹⁾.

Итак, мы видим, что растительные сообщества построены в известном смысле закономерно, что растительная ассоциация может быть охарактеризована не только определенным видовым составом, но и определенной структурной морфологией, которая является результатом длительной борьбы между растениями и приспособлением их к условиям местообитания, приводящих к достижению то большего, то меньшего равновесия между слагающими ее членами. Также мы видим, что об ассоциации можно говорить только в определенных географических рамках. Наконец, ассоциация достаточно устойчива в своем составе, но может значительно менять свой внешний вид (аспект) не только в разные моменты вегетационного периода, но и в разные годы. Разным видам принадлежит разная роль в сложении ассоциации и ее жизни, как целого. Это и приводит к необходимости расчленения всех видов, слагающих ассоциацию на фитосоциальные типы. Можно думать, когда наши ассоциации будут хорошо изучены, поведение и значение каждого вида в них будет нам ясно, и таким образом все растения по их фитосоциальной роли будут распределены по определенным типам, мы в состоянии будем ассоциации выражать известными формулами, в которых определенными символами будут обозначены составляющие их фитосоциальные типы растений.

¹⁾ Подробнее см. Arrhenius, O. „Statistical investigation in the constitution of Plant Association“. Ecology. IV. 1, 1923; Du Rietz, E. „Ueber das Wachsen der Artenzahl der konstanten Arten und der totalen Artenanzahl mit steigendem Areal in natürlicher Pflanzenassociation“. Botan. Notiser. 1912; Gleason, N. A. „Species and Area“. Ecology. VI. 1. 1925. Kylin, H. Ueber Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Bot. Not. 1926. Здесь же указана и прочая, сюда относящаяся, литература.

VI.

В предыдущих главах мы выяснили, что растительное сообщество характеризуется определенной системой взаимоотношений между растениями. Это взаимодействие растений друг с другом есть следствие борьбы за существование, которая все время идет внутри сообщества. Эта борьба между растениями, однако, протекает все время под непосредственным воздействием факторов среды как экзогенных, так и эндогенных, из которых первые в свою очередь зависят от энтопических условий. Если среда остается известное время неизменной, то между растениями хотя и идет все время жизненное состязание, но вся система отношений приходит то в большее, то в меньшее равновесие. Но все то, что так или иначе может изменить среду, может также влиять и на исход этой борьбы, давая перевес одним членам над другими, т.-е. нарушить установившееся было равновесие, а это, в конце-концов, может привести к постепенной замене одного сообщества другим. Для того, чтобы произошла такая смена, далеко не необходимо изменение условий так, чтобы они сделались неблагоприятными для растений данного сообщества, часто достаточно едва уловимых изменений, чтобы дать перевес в борьбе за существование тем растениям, которые доньше влачили лишь жалкое существование в этом сообществе. А так как в природе как почва, так и климат (особенно микроклимат) подвержены постоянным изменениям, то и всякое растительное сообщество легко может перейти в другое. В одних случаях такая смена столь быстро совершается, что она проходит на наших глазах, и в течение нескольких лет одно сообщество сменяется другим. В других случаях этот процесс идет крайне медленно, и тогда сообщество производит впечатление неподвижного, неизменного; однако, имея в виду вековые масштабы времени, можно и в таком сообществе обнаружить наличие процесса смены. Поэтому, действительно, можно сказать, что „современное состояние растительности какой-либо страны“ есть лишь одна из стадий непрерывных изменений ее растительного покрова, результат минувших условий, зачаток будущих“ (Коржинский). Если бы можно было зафиксировать внешние условия существования, то этим мы во многих случаях остановили

бы рассматриваемый процесс. Однако, как мы увидим ниже, даже в том случае, когда внешние условия существования остаются сами по себе неизменными, их изменяет сама растительность.

Наиболее общей причиной смены сообществ является, конечно, климат. Оставляя в стороне те грандиозные изменения в составе растительности, которые имели место на земном шаре в прежние геологические периоды, изменения, которые в основе своей связаны были также со сменой климатов, мы даже в течение последнего периода, в котором мы живем, можем констатировать смены растительности, которые обусловлены были изменением климата. Исследование торфяников и послеледниковых отложений дает нам возможность нарисовать картину последовательной смены растительных сообществ после отступления ледников к северу. Ряд блестящих исследований в Скандинавии, Северной Германии и Финляндии показал, что в этих странах вслед за отступающими ледниками была развита растительность тундрового характера, между прочим и с таким типичным арктическим растением, как куропаточья трава (*Dryas octopetala*).

Эта растительность окаймляла в виде полосы край ледника. За этой полосой шли сообщества березового и осинового леса, уступившие затем свое место сосновым лесам, на смену которым во многих местах пришли на севере ель, а на юге—дуб и бук. В таком общем ходе смены растительности нельзя не видеть результата влияния на нее смены климата. Исследование же ряда авторов показали, что можно говорить о существовании более сложных смен растительности в связи с колебаниями климата в послеледниковую эпоху. Так, все данные говорят за то, что в послеледниковое время был период, когда климат был более сухой, чем теперь, когда степи заходили на север значительно дальше, чем теперь. Наконец, некоторые авторы склонны рассматривать продвижение тундры на лес, а этого последнего на степи так же, как результат постепенного изменения климата в последнее время на севере Европы, Азии и Северной Америки. Так как такие смены очень длительны, и об их причине можно судить лишь по косвенным данным, то поэтому и существуют значительные разногласия во взглядах на этот счет у разных ученых. В рассматриваемых сменах повинны или общие космические причины, или изменения конфигурации материков и океанов. Местные же изменения климата, особенно микроклимата, могут вызываться также изменением рельефа. Не касаясь даже горообразовательных процессов, часто появление незначительных понижений, в силу хотя бы карстовых явлений и размыва текущими водами, вызывает изменение условий нагрева, а следовательно и влаж-

ности воздуха, что влечет за собой и изменение растительности.

Изменение рельефа особенно сильно отражается на почвенных условиях. Постепенное понижение местности, образование котловины приводит к иному режиму влаги в этом месте, а, следовательно, к иным почвенным процессам, к иной почве. С другой стороны, размыв раньше ровной поверхности, появление ложбин, стоков и оврагов ведет к обеднению местности водою в почве, а, следовательно, и к смене растительности. Так, развитие оврагов в наших степях, под влиянием нарушения целостности дерна травяной растительности, усиливает сток снежных и дождевых вод, что не может не отразиться на растительности степей. То же мы видим на пойменных лугах. Углубление рекою своего русла чрезвычайно меняет уровень воды на пойме и условия затопления ее полыми водами, под влиянием чего растительность сильно меняется.

Но изменение почвы может происходить и без видимых изменений рельефа. Уже и там, где на обнаженную горную породу падают лучи солнца и ее нагревают, там, где осадки промывают ее и где есть испарение с поверхности, мы имеем уже так называемый почвенный процесс, постепенно преобразовывающий и изменяющий почву, что отзывается и на изменении растительности. Однако, этот процесс неразрывно связан с воздействием растительности на почву, т.-е. мы встречаемся уже с новой категорией причин, вызывающих смену условий существования.

Что условия существования могут быть изменены самим сообществом, что это может вызвать возникновение нового сообщества, это уже вытекает из того огромного влияния растительности на почву и климат, о котором была речь выше. Изучая ближе это воздействие, мы можем видеть, что в первое время по своему возникновении сообщество видоизменяет среду в благоприятную для себя сторону и очищается от остатков предшествующего сообщества, но продолжающееся влияние в том же направлении начинает затем уже быть во вред сообществу, создаются мало-по-малу условия, допускающие появление отдельных элементов, чуждых данному сообществу. В дальнейшем эти новые элементы начинают вытеснять элементы старого сообщества, в силу чего постепенно вырабатывается новое сообщество, более соответствующее новым условиям. При этом наблюдается, что изменение, повлекшее за собою смену, может касаться либо только климата (микроклимата), либо почвы, а чаще и того и другого вместе.

Подобного рода смены, вызванные деятельностью самих же сообществ, представляют с фитосоциологической точки зрения особый интерес, почему остановимся на них несколько по-

дробнее. Чтобы выяснить их характер, рассмотрим несколько примеров.

Наиболее благоприятным объектом для изучения таких смен являются водная и болотная растительность.

Выше мы видели, что растительные сообщества в водоеме накапливают свои торфянистые остатки на дне, и таким образом повышают уровень озера. Остановившаяся на этом процессе растительности в водоемах в первую очередь зависит от глубины места водоема, от которой, а равно и от прозрачности воды, зависит интенсивность освещения и температура нижних слоев воды.

Движение воды и свойства дна, хотя подчас и играют большую роль, все же должны быть поставлены на второе место. Поэтому сообщества в озерах распределяются в общем зонально. На более глубоких местах мы имеем обычно, не считая планктона, зону микрофитов, т.е. водорослей, приспособленных к значительным глубинам, особенно диатомей, сине-зеленых и некоторых других. За этой зоной идет зона макрофитов, т.е. растений уже цветковых, а также харовых водорослей, но живущих всеми своими частями под водой, как-то: роголистника (*Ceratophyllum*), узколистных видов рдеста (*Potamogeton*), водяного перца (*Elatine Hydro Piper*), хары (*Chara*), нитчатки (*Nitella*) и др. За этой зоной следует уже зона растений, листья которых плавают по поверхности воды, напр., водяной кувшинки (*Nuphar luteum*), водяной лилии (*Nymphaea candida*), рдеста (*Potamogeton natans*) и др. Ближе к берегу следует зона камыша (*Scirpus lacustris*) и тростника (*Phragmites communis*), стебли которых уже высоко поднимаются над водой. У самого берега развивается зона болотного хвоща (*Equisetum limosum*) или крупностебельных осок (*Carex vesicaria*, *C. gracillia*). В зоне микрофитов мы видим растения, поселяющиеся иногда прямо на минеральном грунте. Здесь сначала остатки планктонных организмов, а затем и донных водорослей накапливают более или менее мощный слой особой массы, получившей шведское название „гитти“ или, по терминологии Потонье, сапропелита“, в котором откладываются также и взмученные в воде и приносимые волнами частицы минерального ила. С течением времени этих остатков накапливается столько, что здесь начинают селиться отдельные экземпляры макрофитов, которые, отмирая, дают большую массу остатков, в силу чего поднятие дна идет быстрее, и представители этой новой зоны все успешнее и успешнее развиваются. Но затем усилившееся накопление торфянистого ила на дне делается столь значительным, и дно так поднимается, что здесь находят возможным селиться уже представители следующей зоны — зоны растений

с плавающими на воде листьями. Вначале появляется здесь водяная лилия (*Nymphaea candida*) или водяная кувшинка (*Nuphar luteum*) единично, но затем, по мере дальнейшего поднятия дна, они начинают господствовать и вытеснять зону макрофитов. Остатки массивных корневищ, а также стеблей и листьев этих растений, накапливаясь на дне, еще более ускоряют процесс омерления в этом месте водоема, чем сами подкапываются под себя, так как на глубине 1—1½ метров они уже вытесняются камышом и тростником. Густой лес стеблей этих растений дает еще большую растительную массу, падающую к концу лета на дно водоема, и, кроме того, задерживает взмученный в воде и наносимый волнами ил, как растительный, так и минеральный, создавая этим условия для внедрения сюда элементов береговой зоны, осок или болотного хвоща. Таким образом мы видим, что каждая зона, в конце концов, сама подготавливает почву для надвигания следующей зоны.

Другим прекрасным примером смен ассоциаций под влиянием жизнедеятельности самих растений могут служить болота как травяного, так и мохового, сфагнового типа. Остановимся несколько подробнее на этом последнем типе, где подобного рода смены представлены очень рельефно.

Чаще всего сфагновое болото развивается на смену лугового, травяного болота. Отложение в ассоциациях лугового болота, например, в ассоциациях из осок, все новых и новых слоев растительных остатков, дающих торфяную массу, обуславливает столь значительное повышение поверхности болота, что вместо начального котловинообразного вогнутого рельефа получается выпуклый, при чем выпуклость продолжает расти по мере развития болота. Раз какая-либо часть болота достигла этой стадии развития, к ее поверхности уже прекращается приток грунтовой воды, после чего водный запас болота пополняется только водою атмосферных осадков. При таких условиях растительность должна довольствоваться почти исключительно тем ничтожным количеством минеральных веществ, которые попадают в болота из атмосферы. Этим и объясняется однообразие этой растительности, эдификатором (строителем) ассоциаций которой является сфагнум. Чаще всего таким образом, напр., на месте осокового болота, под влиянием увеличения мощности торфяного слоя и его обеднения, развивается усиленно сфагнум, приводящий к исчезновению из состава растительности осок и других им сопутствующих трав и к развитию мокрой, совершенно пересыщенной водою ассоциации сфагнового ковра со скудной высшей растительностью, в которой наибольшее значение играет шейхцерия (*Scheuchzeria palustris*). Образующая растительными остатками этой ассоциации торфя-

ная масса постепенно поднимает и уплотняет жидкий водянистый горизонт и создает условия, благоприятствующие внедрению в состав растительности новых элементов и обуславливающие впоследствии полную смену этой ассоциации ассоциацией с господством пушицы (*Eriophorum vaginatum*). Ассоциация эта уже отличается гораздо более устойчивым и крепким моховым ковром, лежащим на уплотненном, уже во всей толще вполне спрессовавшемся торфе и образованным уже другими видами сфагнома. Дальнейшее накопление торфа ведет к еще большему повышению сфагнового ковра, и вскоре создаются условия, благоприятные для произрастания сосны, так что, если есть возможность заноса сюда семян ее, то развиваются уже новые ассоциации: сфагновый ковер с корявой низкорослой сосной. Таким образом, здесь последовательная смена одних ассоциаций другими всецело определяется постепенным накоплением торфа, образующегося из остатков растений этих ассоциаций. Каждая ассоциация подготовляла сама себе гибель.

На песчаной растительности также можно хорошо наблюдать постепенную смену ассоциаций под влиянием изменения растениями условий среды. Постепенный переход от растительности сильно подвижных песков к вполне успокоившимся определяется именно деятельностью растений, приспособившихся к жизни при определенной степени подвижности и укрепления песков. Дальнейшее укрепление песков, под влиянием той же растительности, ведет к созданию уже неблагоприятных условий для ее развития, к появлению новых ассоциаций.

Не только смена отдельных ассоциаций, но иногда целых групп ассоциаций может являться результатом изменения условий самими растениями. Такие явления крупного масштаба, как, например, продвижение тундры на лес или леса на степь, некоторыми авторами рассматриваются, как следствие этого же явления.

Танфильев, например, отношение тундры к лесу описывает следующим образом. „Изучая границу леса и тундры в районе так называемой Тиманской тундры, можно видеть, что в лесах ближе к их периферии сухая почва с господствующим лишайниковым покровом уступает место более влажным местам, где в изобилии растут щучка северная (*Deschampsia flexuosa*) и серая осока (*Carex canescens*) или некоторые другие растения, но также образующие чрезвычайно плотные дернины, над которыми выдаются пучки стеблей и щетинистых листьев, прекрасно собирающих влагу, которая затем быстро впитывается в войлочную массу дернин. Смыкаясь в сплошной дерновый покров, данные растения содействуют, таким образом, увлажнению почвы и предохраняют ее от высыхания. На таких местах

обычно появляется и настоящий торфообразователь — мох кукушкин лен (*Polytrichum juniperinum*), быстро одевающий опушку сплошным торфянистым дерном около 2—5 см толщиной. Этот мох еще лучше собирает влагу, чем щучка и осока. У последних деревьев леса на подготовленной мхом (*Polytrichum*) почве появляется и сфагнум (*Sphagnum*), сначала отдельными подушками, а потом и сплошными коврами. Раз появился сфагнум, то дальнейшее накопление торфа обеспечено. Торф же, окружая почву у основания деревьев сплошным покровом, оказывает на их развитие вредное влияние, главным образом, затрудняя доступ воздуха к корням, а это влечет за собою гибель леса в этих местах. Здесь имеется налицо тот процесс, который сплошь и рядом встречается у нас по краям моховых болот в лесной полосе, ведущей к постепенному заболачиванию лесов и к расширению за их счет болот. Однако, у полярной границы лесов выступает на сцену еще один мощный фактор, заключающийся в развитии мерзлоты. Торф, как дурной проводник тепла, вдвигаясь в лесные опушки, влечет за собою и появление постоянной, так называемой вечной мерзлоты. Почва, прежде ежегодно оттаивавшая, уже перестает оттаивать, раз на ней образовался торфяной покров, а это ведет к окончательной гибели леса. Таким образом идет постепенное продвижение тундры на лес.

Если эта, выдвигаемая Танфильевым, причина отступления северной границы леса к югу и вряд ли является общей, тем не менее, в известных районах она безусловно имеет место.

Перекинувшись на другую границу лесной области, на юг, где лес и степь оспаривают друг у друга территорию, мы снова видим, что во многих местах этой границы отношение между этими типами растительности определяется ходом изменения почвенных условий самими растительными сообществами. Постепенное продвижение леса на степь, при условии отсутствия вмешательства человека, продвижение, которое впервые отметил Коржинский, нашло свое полное подтверждение и объяснение в исследованиях Танфильева. Этот ученый показал, что основной причиной отсутствия леса в степи является соленость грунтов, что лесные почвы выщелочены на большую глубину, чем степные, и далее, что лес, надвигаясь на степь, предварительно выщелачивает почву по своим опушкам. Часто промежуточной ступенью в смене степных ассоциаций лесными является ассоциация степных кустарников, так называемых дерезняков или вишарников, состоящих из дерезы (*Caragana frutex*), степной вишни (*Prunus fruticosa*), терна (*Prunus spinosa*), степного миндаля (*Amygdalus nana*) и др. кустарников. Исследование показало, что в дерезняках почва заметно более выщелочена, чем в травяной степи, что указывает на значение этих

ассоциаций, как агентов, подготовляющих почву к ее заселению лесными породами. Дерезняки являются, по выражению Танфильева, предвестниками леса в степи. Причина, которая обуславливает роль дерезняков и лесной опушки в выщелачивании почвы и в изменении ее в благоприятную для существования леса сторону, лежит в следующем. На открытой степи обычно зимою много снега не накапливается, он ветрами сдувается с ровных мест в лощины, овраги, а также к лесным опушкам и зарослям степных кустарников, где, задерживаясь, скопляется в виде сугробов. Весною, когда снега начинают таять, степь мало получает влаги, да и та по промерзшей почве степи сбегает в ручьи и реки. Не то в местах скопления снега,— здесь от таяния его получается большее количество влаги, которая к тому же здесь имеет возможность проникать в непромерзшую почву. В результате, в таких местах просачивающаяся влага значительно более выщелачивает почву. Следовательно, в данном случае опушка леса или дерезняки своим присутствием создают свой особый климат, выражающийся хотя бы в накоплении снега, что влечет за собою изменение почвы в сторону ее большей выщелоченности, почему лесные ассоциации имеют возможность здесь поселиться и вытеснить ассоциации кустарниковой степи. Кустарники выбирают первоначально среди травянистой степи те места, которые в силу тех или иных условий, хотя бы, например, рельефа, имеют менее засоленные грунты, а затем они, поселившись в таких местах, усиливают процесс выщелачивания и сначала улучшают для себя почвенные условия, а при дальнейшем развитии этого процесса работают себе во вред, давая возможность лесу отвоевать у них занятую территорию.

Одною из наиболее бросающихся в глаза смен растительности является смена при заселении растениями новой почвы, т.е. таких участков земли, которые, лишь только недавно выйдя на дневную поверхность, являются лишенными растительности. Такие случаи имеют место, например, на морских берегах, где море приносит новый материал, по берегам рек, особенно в их устьях, где отлагаются наносы, затем новая почва возникает благодаря деятельности ледников, обвалов, осыпей, смыва почвы или вулканических извержений. Во всех таких случаях развитие растительных ассоциаций идет параллельно с формированием почвы. При этом смена растительных ассоциаций идет в известной последовательности. Первая растительность обыкновенно редка, развиваются открытые ассоциации. Состав растительности случаен, гл. обр. растения с семенами, легко распространяемыми, особенно ветром, местами встречаем порой почти чистые заросли отдельных видов: часты растения, легко расселяющиеся при помощи кор-

невищ, корней или укореняющихся побегов; многие из них антисоциальные, т.-е. не выносят конкуренции с другими растениями и селятся там, где еще нет других растений. Сплошной растительный покров образуется лишь постепенно. Сначала также число видов не велико, затем оно увеличивается и через некоторый промежуток времени количество видов обыкновенно бывает больше, чем впоследствии, так как, когда покров совершенно сомкнется, и наступит с этого момента особенно сильная борьба за существование, многие виды совершенно вытесняются. В первое время бывает больше однолетних, двулетних и также сорных растений, а затем уже начинают господствовать многолетние виды. Наконец, большей частью замечается сначала появление травянистых ассоциаций, а затем уже древесных.

Хотя о ближайшей причине смены растительных ассоциаций при заселении новой почвы мы часто еще очень мало осведомлены, тем не менее и в данном случае, помимо самого по себе хода борьбы за существование, повидимому, во многих случаях играет не маловажную роль способность растительных ассоциаций так или иначе влиять на почву и постепенно готовить ее к заселению другой растительностью. На так называемой „новой почве“, по существу говоря, вначале вовсе нет почвы,—она начинает образовываться лишь тогда, когда на вышедшую на дневную поверхность горную породу начинает действовать климат данной страны (осадки, нагревание, испарение), растительный и животный миры. При этом на долю растительности приходится крупная роль. В силу этого молодая почва, в общем мало благоприятная для развития растительности, постепенно делается все лучше и лучше, и спустя некоторое время оказывается в состоянии питать древесную растительность. Таким образом, и в данном случае, хотя, несомненно, смена сообществ есть следствие постепенного сложения ассоциации в процессе борьбы за существование, но и изменение среды под влиянием жизнедеятельности самой растительности в известной степени также является причиной этой смены. Влияние растительности, ведущее к изменению почвы, а затем и к смене ассоциаций, находится в связи со сменой населения микроорганизмов в почве, жизнедеятельность которых отчасти и изменяет направление почвенного процесса; иногда этому фактору придается особенно большое влияние на смену ассоциаций (Вильямс). Нужно, однако, заметить, что биология почвы изучена пока еще не достаточно.

Некоторые авторы в подобных сменах растительности, а также иногда и в других случаях, склонны были видеть влияние так называемого „почвоутомления“, состоящего в том, что большинство растительных видов может хорошо и сильно развиваться на

одном и том же месте только в течение нескольких поколений, а затем без видимых причин их успешное развитие прекращается, и они легко уступают место другим. Причину этого некоторые авторы, следуя американским ученым, склонны видеть во вредных корневых выделениях растений. Однако, новейшие исследования Прянишникова и его учеников совершенно не дают оснований говорить о таких вредных корневых выделениях. Поэтому привлечение последних к объяснению смены растительности пока, по меньшей мере, является преждевременным.

Подобного же рода смены имеют место и среди более сложно устроенных ассоциаций, какими являются лесные. Для примера остановимся прежде всего на одной смене, играющей большую роль в жизни наших северных лесов.

Наблюдая в природе сосновый лес, особенно сосновый лес с моховым покровом, можно часто наблюдать появление елового молодняка под пологом сосны. То мы видим его в виде единичных деревьев, то он образует самостоятельный полог разной высоты под сосною. В тех случаях, когда ель образует более или менее сомкнутый ярус, как общее правило, наблюдается отсутствие соснового подроста. Самые тщательные поиски не обнаруживают сосновых всходов, или, если они изредка и встречаются, то вскоре гибнут. Подобное явление станет для нас понятным, если мы вспомним отношение сосны и ели к свету. Сосна — порода более светолюбивая, чем ель. Поэтому подрост еловый под сосновым пологом, при наличии налета еловых семян, может появиться и успешно развиваться. Напротив, как только этот еловый подрост сомкнется и начнет затенять почву, так прекращается возможность возобновления сосны, даже при прочих благоприятных для этого условиях. Следствием этого будет то, что в то время, как сосновый ярус, достигнув предельного возраста, начинает умирать и вываливаться ветром, ему на смену придет не новое поколение сосен, а сплошной еловый ярус. Таким образом произойдет смена ассоциаций соснового леса на еловые. Эта смена, таким образом, произойдет как без изменения общих климатических условий, так и без видимого изменения почвы. По существу, конечно, изменение почвы произойдет, но уже как следствие смены сосняков ельниками, а не оно будет причиной этого. Все дело в том, что здесь сталкиваются две древесные породы с разными экологическими особенностями. Сосна не имеет возможности помешать вторжению ели под свой полог, скорее можно думать, что ель под нею находит более хорошие условия. Но, появившись, ель так меняет климат ассоциации, главным образом, условия освещения, что они делаются неблагоприятными для сосны; тогда как ель с ними вполне может мириться. Этим и определяется в дальнейшем господство ели за счет сосны.

Однако, тот факт, что мы в природе наблюдаем не только разной высоты еловые пологи в сосновом лесу, но и в одном верхнем ярусе сосну и ель вместе в смеси, как бы говорит в пользу того, что сосна и ель могут устойчиво сочетаться и в одном ярусе и в виде соснового леса с еловым подлеском, т.е., что разные комбинации сосны и ели в сообществах представляют устойчивые явления. Как бы в подтверждение этого является еще то, что там, где мы имеем всхолмленный ландшафт, часто видим при одних условиях рельефа (например, по более возвышенным пунктам) одни чисто сосновые сообщества, при других (на склонах)—сосновые сообщества с еловым низким или высоким пологом и, наконец, в третьих условиях, по еще более низким местам,—сосну и ель совместно в одном верхнем пологе. Но если бы эта точка зрения была верна, то мы в природе часто встречали бы случаи, что в сосновых лесах с сплошными еловыми ярусами последние, достигнув известной высоты, прекращаются в росте и начинают отмирать и засыхать. Этого, однако, не наблюдается. Раз почвенные условия таковы, что позволили ели образовывать сомкнутый полог, то дальнейшее развитие ели обеспечено и, напротив, прекращено возобновление сосны. Пусть даже почвенные условия более благоприятны сосне, нежели ели, пусть при них сосна дает стволы особенно хорошего роста и полнодревесные, а ель растет посредственно или даже ниже среднего, тем не менее, раз ель могла образовать сомкнутый полог, вытеснение ею сосны в дальнейшем обеспечено, так как прекращается возобновление последней. А в тех сосновых лесах, где почвы сильно сухи, и поэтому ель не образует сплошного полога, а растет единичными плохого вида деревьями или вовсе отсутствует,—там смена сосны елью совершенно невозможна. На более влажных и вообще более благоприятных почвах процесс вытеснения сосны елью идет, разумеется, быстрее, нежели на почвах сравнительно сухих. Сосновая ассоциация с низкой елью, с елью средней высоты и с елью в смеси в верхнем пологе—это все разные стадии одного процесса, именно, смена сосновых ассоциаций еловыми. Это сочетание показывает также, что ель не занимает внутри своей области распространения все те места, на которых по условиям почвы она может произрастать.

Здесь, однако, нельзя обойти молчанием одного обстоятельства, которое также как бы противоречит вышесказанному положению. Из только что описанной картины смены сосновых ассоциаций еловыми следует, что этот процесс в большинстве случаев столь быстро идет, что в каких-нибудь два, много три, столетия он может закончиться, т.е. сосновые ассоциации окончательно могут смениться еловыми.

Поэтому возникает естественно вопрос,—как могли дожить до нас эти различные комбинации сосны и ели в одном сообществе, почему эта смена не закончилась уже давно, до нашего времени, что помешало ели заселить все возможные для ее существования места? Ведь со времени появления ели в северной половине Европейской России протек немалый промежуток времени, измеряемый тысячами лет, ведь остатки ели известны, например, в Псковской и Новгородской губерниях, на дне самых глубоких торфяников. Чтобы это стало понятным, необходимо вспомнить, что уже прошло также не одно столетие, как в жизнь природы вмешался человек. Если мы примем во внимание этот фактор, то будем в состоянии объяснить это кажущееся противоречие. Скандинавские и финские ученые, а из наших Гордягин, выяснили, что причиной, которая удержала сосну на многих таких местах, где могла бы она быть вытеснена елью, являются пожары. Дело в том, что сосна и ель относятся совершенно различно к пожарам. Низовой пожар, который не охватил самых деревьев, а прошел бегом и уничтожил сухую лесную подстилку, сухие лишайники, мхи и валежник, пройдет почти бесследно для сосны, не только старой, но и для более взрослого соснового подростка, благодаря, повидимому, более глубоко идущей корневой системе сосны. Ель, особенно же еловый подрост с поверхностной корневой системой, убивается часто даже легким низовым пожаром. Таким образом, в борьбе ели с сосной последняя находит верного союзника в лице пожаров. Сосново-еловое сообщество, или сосновое с еловым вторым ярусом или подлеском из ели после пожара может утратить ель и остаться только сосновым. Все данные говорят, что лесные пожары, будучи характернейшими явлениями там, где человеческая культура стоит низко, имели место и в докультурное время. Сейчас в Сибири можно проехать сотни километров и не найти гектара, где бы на коре деревьев не было заметно следов пожара. Причиной пожаров может быть не только сознательно и бессознательно человек, но и молния. Поэтому, вероятно, даже во все времена, а особенно на известной стадии культуры человека, на которой сейчас находятся обитатели севера Сибири и еще недавно были жители Европейской части СССР, деятельность огня может сильно задерживать, а временами даже останавливать процесс топографического расселения ели, выражающийся большей частью у нас вытеснением сосны. Вот почему у нас обычно наблюдается, что даже так называемый, первобытный сосновый лес является разновозрастным на значительных площадях и почему до наших дней сохранились в лесу картины, представляющие различные стадии смены сосновых ассоциаций еловыми.

Вместе с тем из рассмотрения этой смены ассоциаций вытекает, что нынешнее значительное распространение сосны в лесах севера не есть природное первичное явление, а связано, главным образом, с деятельностью человека, так как роль пожаров, возникших от молнии или других естественных причин, ничтожна по сравнению с ролью пожаров, вызываемых рукою человека. Без влияния человека сосна на севере занимала бы лишь места наиболее сухие или болота. Большая же часть мест, заселенных ныне сосною, была бы покрыта елью. Таким образом большинство сосновых ассоциаций не являются по существу коренными, а в известном смысле временными, на подобие березняков или осинников. Тут мы имеем грандиозный результат деятельности человека, влияния ее на растительный мир, однако, до последнего времени совершенно ускользавший от внимания исследователей. Наконец, здесь мы принуждены сделать тот вывод, что далеко не всегда коренная ассоциация, наиболее отвечающая данным условиям местобитания, будет и наиболее желательной с лесохозяйственной точки зрения. Напротив, сосновые леса, развившиеся после пожаров на месте ельников, с точки зрения интересов лесного хозяйства, будут более ценны, чем опять могущие здесь восстановиться еловые леса. Поэтому практически является важным задержать или даже приостановить этот процесс восстановления материнских типов леса на месте временных.

Я остановился так подробно на этой смене, чтобы показать, как сложные бывают условия, в которых может протекать смена ассоциации в силу изменений ими самими условий существования.

В этих целях останавлиюсь еще на примере взаимоотношений нескольких более обычных сосновых ассоциаций.

Как известно, наиболее распространенными сосновыми ассоциациями в Евр. части СССР являются мшистые сосняки (*Pineta hylocomiosa*) и лишайниковые сосняки (*Pineta cladinoso*), установленные еще Коржинским в Казанской губ. Сернандер пришел к заключению, что в Скандинавии обе эти группы ассоциаций являются естественными, самобытными. Гордягин же для Зап. Сибири и востока Евр. России выдвигает то положение, что, в противоположность мнению Сернандера, *Pineta cladinoso* не являются самобытными ассоциациями, а таковыми могут быть лишь *Pineta hylocomiosa*, из которых под влиянием гл. обр. низовых пожаров может развиться *Pineta clad.*, стремящиеся, однако, при первой возможности снова перейти в *P. hyloc.* Различаемая Гордягиным, кроме этого, ассоциация травяного бора (*Pinetum herbosum*), или, вернее, группа ассоциаций, также не являются самобытными; они того же происхождения и такова же их дальнейшая судьба,

как и *P. clad.* С этой точки зрения как *P. clad.*, так и *P. herbosa* не представляют „заключительной формации“ в смысле Сернандера. Однако, я и Савич, на основании изучения сосновых лесов в Бузулукском бору Самарской губ., пришли к иному выводу, а именно, что распределение этих ассоциаций в типичном виде зависит исключительно от условий существования. Места наиболее сухие (как, напр., вершины дюн) заняты *P. clad.*, склоны дюн и вообще места менее сухие — *P. hylos.*, а низины и вообще площади с более свежей или сыроватой почвой — *P. herbosa*. После уничтожения огнем покрова в этих ассоциациях они начинают сейчас же восстанавливаться на своих прежних местах, но в пределах тех же групп. Следовательно, пожары не играют роли во взаимоотношениях групп этих ассоциаций.

Однако, насколько взаимоотношения между этими ассоциациями сложны, показывают наблюдения О. В. Федоровой и мои в Суводской даче Вятской губ. Здесь, правда, типичного *Pinetum cladinosum* не наблюдалось, всегда была некоторая примесь мхов, поэтому эту ассоциацию на наиболее сухих местах мы называли *P. cladino-hylocomiosum*.

Присматриваясь ближе к распределению *Cladonia* в этой местности, можно видеть, что сухость почвы не единственный фактор, определяющий его; ясно выделяется и значение света. Мы замечаем, что в некоторых более сухих ассоциациях *Pineta hylocomiosa*, при уничтожении древесного полога или даже его изреживании, в моховом ковре начинает принимать участие *Cladonia*. Неоднократно были наблюдаемы случаи, когда при сохранении того же рельефа и тех же прочих условий, определяющих водный режим, чистый моховой покров сменяется лишайниковым или мохово-лишайниковым, как только мы выходим на прогалину или просеку. Наконец, часто распространение *Cladonia* приурочено к сосновому молодняку, отсутствуя при тех же условиях в более старых сообществах. Что здесь играет роль, способствуя развитию *Cladonia*, определенно сказать трудно. Возможно, что в молодняке еще сохраняется лишайниковый покров с того времени, когда молодняк был еще слабо развит, когда освещение благоприятствовало развитию *Cladonia*, но, может быть, и то, что густой молодняк с более поверхностными корневыми системами более осушает верхние слои почвы и тем содействует появлению *Cladonia*.

Вообще, наблюдения над моховым и лишайниковым покровами приводят к выводу, что их взаимоотношения приходится мыслить в следующей форме. Кладони, будучи в общем значительно более способны выносить сухость почвы, в то же время могут развиваться и при достаточной влажности. Мхи же являются далеко не столь ксерофитными, но зато значи-

тельно более теневыносливыми. В покрове в бору мхи и лишайники являются двумя борющимися сторонами. В условиях недостаточно влажных и даже при большой изреженности сообщества, а следовательно и значительном освещении—победа всецело на стороне мхов. При условиях не очень сухих развитие мохового и лишайникового покровов будет зависеть от условия освещения. При достаточном освещении победа может быть на стороне *Cladonia*, но при затенении территории за собой удерживают мхи. Наконец, при еще большей сухости, даже при некотором затенении (хотя при этом обычно древостой не густ, и затенения большого не получается) перевес на стороне *Cladonia*.

Возможно при этом, что наличие молодняка сосны усиливает господство кладоний, благодаря большему иссушению верхних слоев почвы, и тем самым способствует ослаблению мхов. То, что здесь не имеет совершенно чистых лишайниковых покровов, а обычно *Cladonia* входит то большею, то меньшею примесью к мхам, иногда, впрочем, доминируя над ними, свидетельствует, что в этом районе нет условий, исключительно благоприятствующих кладониям. Повидимому, это зависит, с одной стороны, от общих климатических условий, не отличающихся чрезмерной сухостью, с другой стороны, от характера дюн, которые не столь велики и не слишком сухи с поверхности.

Таким образом сосновые сообщества характера *Pinetum cladino-hylocomiosum* здесь по своему происхождению двух родов. С одной стороны, они относятся к самобытной, коренной ассоциации *P. clad.-hyloc.*, связанной с наименьшей влажностью почвы, где при наибольших полнотах, соответствующих этим условиям древостая, и при старом возрасте сосны все же *Cladonia* сохраняет за собою значительное участие в напочвенном покрове. С другой—эти сообщества представляют собою временное явление, связанное с молодым или изреженным древостоем, т.е. являются обусловленными большею частью деятельностью человека и современем могущими перейти в ассоциацию *Pinet. hyloc.*

Надо отметить, что в росте сосны разница, конечно, есть, т. к. по условиям местопроизрастания временные сообщества лишайникового бора будут те же, что и *P. hylocom.* Итак, мы среди лишайникового бора Суводской дачи можем установить две ассоциации: 1) *P. clad. - hyloc. nativum*—коренная, самобытная ассоциация, и 2) *P. clad.-hyloc. incertum*—временная. Установление последней нас приводит к тому интересному выводу, что в течение даже индивидуальной жизни сосны может произойти смена ассоциаций: первоначальная *P. cladino-hylocomiosum incertum* сменяется ассоциацией *P. hylocomiosum*.

Кроме самобытной ассоциации *P. clad.-hyloc.*, т.е. ассоциации *P. clad.-hyloc. nativum*, может из ассоциации *P. hyloc.*, если почва в ней не слишком влажна, под влиянием искусственного изреживания полога или молодости древостоя, развиться ассоциация также строя *P. clad.-hyloc.*, которая, однако, с течением времени, по мере сгущения верхнего полога или старения древостоя, снова переходит в *P. hyloc.* Следовательно, одно и то же насаждение, понимая под этим совокупность деревьев, в разные возрасты своей жизни будет относиться к разным ассоциациям.

Эта временная ассоциация мохово-лишайникового бора—*P. clad.-hyloc. incertum*—может возникнуть и после пожара, если последний повлечет за собою изреживание верхнего яруса. Только в данном исключительном случае к этой ассоциации приложим взгляд Гордягина, развитый им по отношению к *Pinetum cladinosum*.

Вместе с тем приходится еще сделать такое существенное дополнение к взгляду Гордягина, что происхождение *P. hylomatiosa* будет существенно различным, имеем ли мы дело с ними в области распространения ели или вне ее, напр., в Бузулукском бору, Самарской губ. В первом случае группа ассоциаций *P. hylomatiosa*, как мы видели при рассмотрении смены сосновых лесов еловыми, является производной из последних под влиянием пожара, во втором же случае она является коренной, самобытной, не связанной в своем существовании с пожарами.

Рассмотрим еще подробнее вопрос о взаимоотношении ели и дуба, так как этот случай особенно ярко показывает всю сложность решения вопроса о сменах ассоциаций.

Первым, определенно высказавшимся и собственно поставившим этот вопрос, был Коржинский, который рисовал себе взаимоотношение этих пород следующим образом. Так как при исследовании лесов Казанской губ. Коржинский нигде не мог найти возобновления дуба под материнским пологом, что он склонен был объяснить светолюбием дуба, при котором его всходы не находят достаточно света под обычным пологом старых дубняков, то он считал, что при наличии в районе ели и при возможности заноса ее семян под полог дуба появляется ее подрост, который, затеняя еще более почву, уже окончательно ставит предел дальнейшему существованию дуба и постепенно приводит к окончательной смене дуба елью. Он говорит, что „эта смена есть неизбежное следствие жизненных свойств обеих древесных пород, и для объяснения такого явления нет ни малейшей надобности прибегать к гипотезам об изменении климата“, и далее, „действительность описанного явления не может подлежать ни малейшему

сомнению, ибо оно вытекает из жизненных свойств дуба с непреложностью математической истины. Дуб не может конкурировать с елью и пихтой и должен уступить свое место названым теневыносливым породам“.

Однако, против такого решения вопроса о взаимоотношении этих двух древесных пород решительно восстал проф. Г. Ф. Морозов вместе со своим учеником А. А. Хитрово, производившим свои исследования дубовых лесов также в Казанской губ. Возражения их против точки зрения Коржинского сводятся к следующему. Во-первых, „представляется совершенно невероятным, что природа создала бы породу с таким светолюбием, что последняя оказалась бы не в состоянии возобновляться под пологом своего материнского насаждения“. Во-вторых, что под пологом дуба, в противоположность мнению Коржинского, самосев дуба встречается и в значительном количестве (5—20 тыс. на десятину). Но в отдельных случаях „целый ряд обстоятельств, обусловленных вмешательством человека в жизнь дубового леса, как-то: пастьба скота, порослевый характер леса, благодаря сплошным рубкам, отсюда меньшая семенная производительность и большая густота древостоя, которая, в свою очередь, создает более тяжелые условия для жизни самосева“—все это приводит к отсутствию самосева под пологом дубового леса. В третьих, наблюдения А. А. Хитрово показывают, что „еловые леса на левом берегу Волги совсем не так уже разобщены с правым берегом, где произрастают дубравы, в особенности, если мы примем во внимание, что еловые семена распространяются не только ветрами, но, как это хорошо показал Кириллов,—и по насту“. „Две рати, еловая и дубовая, уже тысячелетия стоят друг против друга, отделенные только небольшой полосой Волги, притом без всякой заметной тенденции со стороны ели к вытеснению дуба и победам над ним“. „Мало того, как показал А. А. Хитрово, ель фактически проникла на правый берег Волги, но ее найти там можно только по тальвегам, оврагам, на аллювиальных наносах, но не на лесных суглинках“. Поэтому Г. Ф. Морозов уверен в том, что если бы мы организовали колоссальный опыт введения ели под полог дубовых лесов нашей лесостепи, то даже при удаче культур ель мало-по-малу сама вымерла бы на большей части пространства дубового леса, сохранившись только в балках и на оподзоленных почвах, да и то, вероятно, в самых северных частях лесостепной области. Ель плохо переносит засуху и соленосность наших степных грунтов, даже занятых уже лесом, но еще мало переработанных им. Таким образом, по мнению Г. Ф. Морозова, Коржинский не принял во внимание двух основных обстоятельств: „во-первых, влияние

форм вмешательства человека в жизнь дубового леса, и, во-вторых, влияние общих почвенно-климатических условий для биологии пород". Поэтому все рассуждения о смене дуба елью у Коржинского односторонни. Г. Ф. Морозов не отрицает того, что дуб у северной границы своего распространения, где климатические и почвенные условия ему уже не благоприятствуют, может сменяться лучше себя чувствующей здесь елью, но только в этом ограниченном районе. В Казанской же губ. для признаков этой смены данных нет.

Не оспаривая того, что ель и дуб экологически весьма различные породы, и что это не может быть игнорируемо при рассмотрении их взаимоотношений, однако, против первых двух возражений Г. Ф. Морозова можно выдвинуть следующие контр-возражения. Во-первых, действительно ли было бы парадоксально, если бы природа создала дуб, как породу, не способную возобновляться под своим пологом, пока он не изрежен. Ведь таковой породой является, несомненно, береза, а может быть и вообще все древесные породы, не способные давать надежный подрост, пока не изрежен их полог. А, во-вторых, установление факта появления под пологом дуба его обильного самосева еще ничего не говорит против невозможности смены его елью, раз эта последняя заселилась густо под ним и тем самым создает такие же затененные почвы, которые препятствуют его возобновлению. Кроме того, как сам же Г. Ф. Морозов ниже указывает, что „ель, поселяясь под пологом дубового леса и, помимо затенения поверхности почвы и некоторого слоя атмосферы, будет обнаруживать еще целый ряд влияний, неблагоприятных не только для подростка дуба, но и того взрослого поколения, под пологом которого она приютилась. Когда ель сомкнется, то полог такого подлеска будет отнимать часть тепла, пропущенного верхним ярусом; оттого до земной поверхности будет притекать меньше тепловой энергии, чем было раньше, и дубовое насаждение очутится как бы в другом, более холодном климате. Ель, стало быть, будет проявлять свои воздействия, выгодные для нее и невыгодные для теплолюбивого дуба; но этого мало: начнет постепенно образовываться подстилка из еловой хвои, а такая подстилка отличается, при равных прочих условиях, от дубовой тем, что ближе стоит к типу кислого гумуса, а не мягкого, который образуется дубовым насаждением в рассматриваемых условиях“. „Под влиянием более низкой температуры почвы и прилегающего слоя атмосферы, под влиянием большей тени и под влиянием, наконец, самой еловой подстилки усилится подзолообразовательный процесс. Опять-таки ель будет благоприятно влиять на себя, она — порода подзолистых почв, но не для дуба,

который произрастает успешно на структурных подзолах, на ореховатых землях, но не на подзолах мучнистого типа. К этому надо еще добавить, что ель, потребляя влагу и имея корни свои в поверхностных горизонтах, будет сильно иссушивать последние". Отсюда вытекает, что раз мы имеем такую сложную форму сообщества, что в дубовом, или вообще широколиственном лесу есть уже примесь ели, то у последней есть все шансы выйти победительницей в борьбе с дубами. Что это так, показывают наблюдения Гумана в той же Казанской губ., где в Заволжской даче на пойме произрастают дубовые сообщества, которые для нее и типичны. Поселению ели в этих местах мешает заливание местности полыми водами, но с прекращением этого, когда те или иные участки поймы выходят из сферы разливов реки, становится возможным поселение и развитие ели, ведущее к созданию дубово-еловых и елово-широколиственных сообществ.

С этой точки зрения интересно остановиться на взаимоотношении этих пород в Брянских лесах уже на самой южной границе распространения ели, где этот вопрос изучался Вестенриком, Агафоновым и мною. Здесь на почвах достаточно влажных и богатых (в подпочве меловой рухляк или фосфоритовые пески) находим то ельники с густым кустарниковым ярусом, то ельники с примесью дуба и других широколиственных пород, т.-е. имеем здесь две ассоциации, *Piceetum tiliosum* и *Piceetum quercetosum*. В последней ассоциации, наряду с наличием и елового и дубового подроста, находим значительное число пней, из которых большинство принадлежит ели. Поэтому Вестенрик, изучив детально возобновление этих сообществ и распределение по породам и возрастам пней и установив, что большинство пней принадлежали елям в возрасте около 130 лет и что главный процент убыли падает на бурелом и значительно меньше на ветровал и срубку, считает, что причиной массового бурелома является достижение елью в этом географическом районе при минимально-благоприятных условиях для нее предельного возраста, что и привело ее к легкому бурелому.

И так как в подросте в данное время преобладает дуб со своими спутниками, то приходится сделать вывод о возможном преобладании в будущем широколиственных пород над елью, т.-е. протекает здесь процесс, как бы обратный тому, который рисовал себе Коржинский, не смена дуба елью, а ели дубом.

Факт недавнего усыхания и вывала ели по всему району и преимущественно в этой ассоциации подтверждает и Агафонов, который говорит, что событие это, начавшееся, по словам старожил, а также судя по документальным данным,

еще в 60-х годах прошлого столетия, в 80-х гг. разразилась настоящей катастрофой. Посохшая ель валилась от малейшего дуновения ветра. Указывая далее, что причиной этого могли быть введенные в 60-х годах широкие сплошные лесосеки, которые вели к обнажению стен елового леса, а тем самым и к ее повалу ветром. Из повала же убиралось лишь то, что было поценнее, а остальное давало обильную пищу насекомым и служило для них очагом размножения. Отмечая также возможность влияния и почвенно-грунтовых условий, автор все же считает, что вопрос о причине гибели ели в Брянском массиве остается открытым.

Вестенрик же, на основании фактов, рисует следующую схематическую картину соотношения между елью и широколиственными породами (главным образом дубом и его спутниками). „Исходным пунктом, говорит он, примем типичный в данном случае смешанный елово-лиственный древостой“. „Под пологом такого древостоя мы при данных условиях вполне можем мыслить не только еловый, но и дубовый подрост, ибо при условиях количественной равноправности дуба и ели нельзя себе представить такого преобладания ели, такого густого полога ее, который бы делал это существование невозможным. Местами дубовый подрост, действительно, будет страдать от затенения, местами, быть может, даже будет гибнуть, но, вообще, существовать он будет. Проходит некоторый период времени: Ель достигает предельного возраста и отмирает. Происходит смена ее дубом и другими широколиственными породами (наблюдаемая в настоящее время). Осветлением полога пользуется дубовый подрост: кое-где угнетенный, он оправляется и вместе с елью устремляется для завоевания верхов (что опять-таки вполне мыслимо при отсутствии преобладания ели). Снова получается типичный елово-лиственный древостой. Снова проходит некоторый период времени; ель снова сменяется дубом; снова появляется елово-лиственный древостой и т. д. Таким образом можно мыслить периодическое разрушение данного типа до временного чисто-лиственного и периодическое же его восстановление до основного, елово-лиственного, общее же равновесие за эти два периода не нарушается“.

В этой схеме есть, однако, то слабое место, что автор исходит из одновозрастности елового яруса. Можно, однако, сомневаться, чтобы в естественных условиях, принимая во внимание указанную сложность сообщества и свойства ели, осуществлялась бы такая одновозрастность ели. Поэтому более правдоподобным кажется допущение, что катастрофическая гибель ели явилась следствием массового размножения короедов. И для Заволжской дачи Казанской губ. Гуман указы-

вает случаи, когда смена ели дубом с липою произошла благодаря прямому или косвенному вмешательству человека, создавшего условия для массового развития короеда, уничтожившего ель. То же отмечает Иваненко для лесной дачи „Лосиный Погонный остров“ под Москвой.

Поэтому и для Брянского массива сейчас нет оснований допускать смену ели лиственными, а необходимо признать, что асс. *Piceetum quercetosum* представляет собою или устойчивое сообщество или одну из стадий смены широколиственных пород дубом.

После этого отступления на крайний юг области распространения ели, вернемся снова в Казанскую губ., т. е. почти в середину той полосы, где растут и дуб и ель вместе. В последнее время по этому вопросу для этих мест, вошедших теперь в Татарскую республику, мы имеем соображения Гордягина, который говорит следующее: „Ель легко заседает под пологом дубового леса и при весьма различных почвенных условиях имеет большую возможность войти в верхний полог насаждения; но пока она играет роль только примеси, ни ее затеняющее действие, ни характер продуктов разложения ее опада не вносит еще большого расстройств в жизнь спутников дуба, и последний, хотя не без урона, продолжает возобновляться. Только с дальнейшим возрастанием количества ели дубовая свита начинает изреживаться и появляются дерновинки социальных мхов, но до образования сколько-нибудь связного покрова, с которым положительно не мирятся даже и наиболее теневыносливые спутники дуба, дело доходит во всяком случае не скоро, ибо в дубовой свите есть и такие специалисты, которые стойко удерживают свое место при изменившихся условиях: к числу их принадлежит липа, которая под елью сохраняется долго в виде второго яруса или подлеска; пока липа и примешанные к ней, хотя бы единично, другие лиственные породы дают значительное количество опада в виде листьев, образование мохового покрова, а вместе с тем и окончательное вытеснение спутников дуба является неосуществимым. Притом всякие неблагоприятные воздействия на ель—рубка, размножение вредителей, пожары, уменьшая численность ели, улучшают существование даже и тех спутников дуба, которые успели почти исчезнуть при господстве ели, и, значит, увеличивают шансы полной реставрации дубового леса; при достаточно частой повторяемости таких воздействий ель даже может оказаться вытесненной и в таких пунктах, которыми она ранее успела уже овладеть, отбив их у дубового леса. Так можно представить себе роль спутников дуба при вторжении в дубовый лес ели: если бы дуб образовал чистые насаждения, победа над ним более теневыносливой ели была бы сравнительно

легка, но гораздо труднее для ели вытеснить сложное сообщество, в котором теневыносливые элементы оказываются способствующими наилучшему росту более светолюбивого дуба и в то же время затрудняют образование мохового покрова, с развитием которого победа ели могла бы считаться упроченной. Весьма вероятно, что в более южных районах, до которых в культурное время успела распространиться ель, моховой покров, в силу меньшей влажности воздуха, не мог уже развиваться сколько-нибудь значительно, и ель в дубовых лесах играла исключительно роль большей или меньшей примеси; но в районах более северных, вроде кантонов Мамадышского или Арского, едва ли существовало это препятствие, и современное распределение в них дубовых лесов то с большей или меньшей примесью ели, то совсем без ели, скорее всего должно быть истолковано в смысле Коржинского, т.е. как результат воздействия человека на еловые леса, успевшие в свое время отвоевать эту территорию у дубовых, за исключением может быть лишь некоторых групп местообитаний (напр., пойм больших рек).“

Таким образом, сопоставляя то, что было сказано о ели и дубе в Брянских лесах, с тем, что известно для района нынешней Татарской Республики, приходится признать, что смена дуба с его спутниками елью происходит, что ассоциация *Piceetum quercetosum*—есть одна из стадий этой смены, но что это процесс медленно идущий, и в победе ели над дубом играет роль не только ее теневыносливость, но и другие ее свойства, в том числе и влияние ее на почву, которое может быть и не скоро сказывается. Поэтому асс. *Piceetum quercetosum* может оставаться в течение нескольких поколений без резких изменений и даже временами с временными изменениями в силу случайных причин в сторону господства дуба с его спутниками. Но в конечном результате все же ель вытеснит эти широколиственные породы, а вместе с тем и на месте серых лесных или черноземовидных почв, характерных для дуба, будут под нею подзолистые почвы.

Однако, все же возникает вопрос, как же может начаться этот процесс внедрения ели в дубовые леса, как связать с этим категорическое утверждение Г. Ф. Морозова, что ель не будет расти, если ее искусственно даже ввести в дубовые леса, и не менее категорическое утверждение, что ель не переступает Волги и не входит в массивы Казанских дубрав. Что последнее явление имеет местный характер и что ель может расти на черноземовидных почвах, не говоря уже о культурах ее (ср. исследования Ткаченко в Мохомов, Тульской губ.), но и дико, ясно вытекает из указания Гордягина, что, если, напр., ель редка в районе дубовых лесов правобережных частей

Чебоксарского и Козьмодемьянского уездов, то южнее, в Ядринском и Цивильском уездах, она делается более распространенной и образует леса местами чистые, но большею частью в смеси с лиственными породами, при чем для Цивильского уезда Р. В. Располюженским установлено, что леса эти растут, кроме супесчаных и суглинистых почв и на черноземе и на своеобразных деградированных почвах, образовавшихся из черноземов. Поэтому вполне мыслимо, что по мере того, как под влиянием дубового леса почва начинает видоизменяться в сторону ее оподзоливания, деградирования, создаются условия, позволяющие ели, при возможности налета ее семян, внедряться в эти леса и исподволь подготавливать обстановку к полной замене их еловыми.

Этот процесс последовательной смены широколиственного леса еловым, связанный с последовательным обеднением почвы, сопровождается постепенным выпадением дуба с его спутниками, при чем, повидимому, первым уходит ясень, за ним дуб с кленом и позже всех липа. Эта порода, как наиболее теневыносливая из этих и наименее требовательная к почве, мирящаяся и с подзолами, удерживается дольше всего, принимая в конце-концов лишь форму подлеска в асс. *Piceetum tiliosum*. Таким образом эта последняя ассоциация может быть рассматриваема, как последний этап смены широколиственных лесов еловыми, и липа, как это высказывал и Г. Ф. Морозов, является „как бы свидетельницей того, когда жил в известном районе дубовый лес“. Логически рассуждая, мы должны допустить, что дальнейшим шагом в этой смене будет, в связи с дальнейшим обеднением почвы, выпадение и липы с остальным подлеском дубового леса, обеднение травяной флоры и развитие сплошного мохового покрова, т.-е. образование ассоциаций из группы *Piceeta hylacomiosa*, которая как бы завершает всю эту смену.

Если принять во внимание, что процесс смены дубовых лесов еловыми представляет собою явление общее для всей области, где дуб и ель вместе растут, по крайней мере в Европейской части СССР, так как и для Полесья эту смену отмечает Пачоский, и если допустить, как это совершенно справедливо делал Г. Ф. Морозов, „что громадная область так называемых лёссовидных почв, вскрытая недавними исследованиями в губерниях Смоленской, Псковской, Тверской, Владимирской и других, где ныне царствует ель, а фактически, большею частью, эти пространства заняты полями...“ „была занята когда-то дубравами, что, между прочим, стоит в связи с данным исследованием торфяников в последнее время, то невольно возникает вопрос, не связан ли этот процесс такого широкого географического масштаба с изменением климата

в последнее время". К этому взгляду склонялся Г. Ф. Морозов, говоря, что „процесс смены дуба елью представляется мне весьма и весьма длительным, непременно связанным с изменением климата; с постепенным приближением лесостепного климата к климату, характеризующему таежную область, ель будет находить все лучшие и лучшие условия для своего произрастания". Если к этому добавить, что в последнее время специалисты разных областей знания согласно приходят к взгляду, что в последние тысячелетия климат изменяется в сторону его большей влажности, а может быть и суровости, то в допущении, что надвигание еловых лесов на дубовые есть следствие этого изменения климата, нет ничего невероятного. Однако, как было указано выше, вполне мыслимо, что этот процесс может идти и без изменения климата, а в силу экологических свойств этих пород. Дело дальнейших исследований выяснить, есть ли действительно влияние изменения климата на этот процесс смены и если есть, то как оно велико. Во всяком случае, сейчас можно определенно утверждать, что этот процесс смены происходит, что этот процесс медленный и сложный, требующий еще новых исследований для окончательного своего выяснения.

Итак, мы видим, что естественный процесс смены широколиственных лесов еловыми приводит к созданию ассоциаций группы *Piceeta hylocomiosa*, ельников с мощным моховым ковром. Все же фитоклиматические и почвенные условия этих ассоциаций содействуют усилению процессов подзолообразования. „Но создание подзола“, говорит Гордягин, „должно поставить под вопрос самое существование мшистых ельников и приводить к естественной смене их какими-либо другими сообществами“. Действительно, невольно возникает вопрос, какова же судьба группы ассоциаций *Piceeta hylocomiosa*, по крайней мере, в наиболее типичных своих представителях, являются ли они в самом деле заключительными ассоциациями для выше рассмотренной смены, и, раз заняв территорию при отсутствии сильных изменений климата, ее удерживают неопределенно долгое время, или же они с течением времени переходят соответственно в какие-то другие ассоциации. Наши современные сведения пока совершенно не дают никаких указаний на возможность такой дальнейшей смены. Но, тогда, спрашивается, что же дает возможность ассоциациям группы *P. hylocomiosa* удерживать неизменно за собою территорию, несмотря на все усиливающееся развитие подзола в почве. Гордягин, отмечая, что ныне у нас нет еще исчерпывающего решения этого вопроса, все же указывает на следующие жизненные особенности елового мшистого леса, могущие иметь значение для решения данного вопроса.

Как было уже мною упомянуто выше, флора типичного мшистого ельника отличается развитием микориз на корнях. Эта микотрофия, то-есть питание органическими веществами перегноя через посредство грибницы грибов, с которыми вступают высшие растения в симбиоз, в одних, правда, более редких случаях, является полной, при которой растение, теряя хлорофилл, делается целиком сапрофитом и лишается способности усваивать углерод воздуха и самостоятельно готовить органическое вещество (напр., гнездовка, *Neottia Nidus avis*, поддельник, *Epipogon Gmelini*, коралловый корень, *Corallorhiza trifida*), в других хлорофилл, а вместе с ним и ассимиляционная способность удерживается наряду с наличием микотрофного питания, но микоризы обязательны, без них растения не могут жить (повидимому, большинство сем. *Ericaceae* и *Pirolaceae*) и, наконец, в третьих, микориза, а вместе с нею и микотрофия носят факультативный, необязательный характер. К числу последних, насколько сейчас можно утверждать, принадлежит и ель. Поэтому Гордягин и говорит, что „если у ели существует микотрофия хотя бы факультативная, то образование подзолов создает угрозу существованию мшистых ельников разве весьма отдаленную, и поверхностная корневая система ели является весьма полезной для нее, так как облегчает получение пищевых веществ, при посредстве грибов, из наиболее богатого ими поверхностного слоя почвы“.

Все эти рассмотренные примеры убеждают нас, что смены ассоциаций, которые обуславливаются изменением самими ими же условий существования, широко распространены, и что в этом изменении играют важную роль экологические особенности растений. Чтобы понять взаимоотношения встречаемых рядом сообществ, помимо изучения внешних условий существования, необходимо ознакомление с экологией членов этих сообществ. Так, например, мы видели, что во взаимоотношении лесных ассоциаций первейшее значение имеет отношение древесных пород к свету. Всегда теневыносливые древесные породы сменяют более светолюбивые, но не обратно. Вообще же нужно сказать, что в воздействиях растительных ассоциаций на условия существования, влекущих за собою их смены, часто трудно отделить влияние растений на микроклимат от влияния на почву, так как эта последняя также зависит от климата.

На примере рассмотренных смен лесных ассоциаций мы видели уже, какое значение имеет в этом вопросе вмешательство человека в жизнь природы. Остановимся на этом несколько подробнее. Выше я уже отметил, что в качестве фактора, изменяющего условия существования растений и вызывающего этим смену ассоциаций, роль человека очень велика. Человек

своей хозяйственной деятельностью чрезвычайно разносторонне может влиять на условия существования растительных ассоциаций. Дикарь и кочевник сравнительно не так сильно изменяют девственную картину населяемой им страны. Но чем выше культура, тем глубже нарушение естественной растительности.

Наиболее значительным воздействием на растительность, конечно, будет распашка при сельскохозяйственной культуре. В этом случае не только уничтожается естественная растительность и создаются новые искусственные ассоциации из культурных растений, но связанное с этим изменение физических, а иногда и химических свойств почвы ведет к тому, что после прекращения культуры даже при наличии налета семян растений первоначальных ассоциаций, последние восстанавливаются лишь постепенно, предварительно же имеется целая цепь других ассоциаций.

После распашки, по силе влияния на естественную растительность, занимают место пожары и вырубki. Пожары содействуют смене ассоциаций как в лесах, так и в луговых и степных ассоциациях. Как известно, во многих степях палы являются обычным явлением, и часто не только не представляют для человека нежелательного явления, но нередко нарочно пускаются по степи. В некоторых случаях уничтожение старой прошлогодней сухой травы легким, быстро бегущим огнем содействует лучшему развитию новых побегов и поэтому более густому травостоя. Но такие палы наносят сильнейший вред лесным и кустарниковым ассоциациям, соприкасающимся со степью. Некоторые авторы поэтому допускали, и в иных случаях не без основания, что местами безлесье степей вызывается не почвой и климатом этих мест, а именно палами, которые особенно часты при кочевом населении. Палы являются часто причиной образования лугов на месте леса и сохранения их от зарастания древесной растительностью. Ими пользуются, напр., для образования лугов в малокультурных местах лесной области, например, в лесной полосе Сибири.

Особенно же разнообразно и подчас сильно сказывается влияние пожаров, а также вырубki в лесных ассоциациях. Здесь, в зависимости от силы пожара и способа рубки, изменения в лесных ассоциациях могут быть весьма различны. Так, легкий низовой пожар, прошедший в сосновом бору с моховым (*Pinetum hylocomiosum*) или лишайниковым покровом (*Pinetum cladinosum*) уничтожает последний, на место которого часто развивается травяной покров, преимущественно из злаков (вейника — *Calamagrostis* и др.), т.-е. развивается в результате иная ассоциация, хотя верхний полог остается также сосновый. Эта смена не окончательная; спустя некоторое время, восстанавливаются прежние ассоциации на тех местах, где они

раньше были. Если же пройдет пожар верховой, который уничтожит и верхний полог сосны, то часто получается уже совершенно иная картина. Такое пожарище начинает зарастать березою, которая может образовать совершенно новую ассоциацию, также с иным травяным покровом по сравнению с тем, который раньше был здесь в сосновом лесу. То же в общем производит и вырубка. Если при выборочной рубке, когда удаляется только часть стволов, ассоциация лишь частично меняется, то при сплошной рубке уже развивается совершенно иная ассоциация. И здесь на лесосеке, особенно, если почва свежая, появляется березняк. После вырубки елового леса мы еще чаще видим появление так называемых мягких лиственных пород, именно березы и осины, а в более северной части Европейской России—и серой ольхи (*Alnus incana*). Эта смена хорошо изучена лесоводами, и объясняется экологическими свойствами этих древесных пород. В составе естественного соснового и елового леса эти породы принимают обыкновенно небольшое участие, попадаясь по изреженным местам или опушкам. На месте сплошной вырубки или на пожарище возникают уже совершенно иные условия существования, чем те, которые были под пологом леса. На открытом таким образом пространстве почва не защищена от инсоляции и излучения, почему растения, прежде бывшие здесь, начинают страдать от сильного освещения (формы травяного и мохового покровов) и от заморозков (ель), и здесь поэтому начинают появляться более светолюбивые травянистые формы (как вейник, щучка, *Aira caespitosa* и др.) и такие древесные породы, как береза и осина. Эти породы, обыкновенно обильно плодоносящие и снабженные легкими, приспособленными для широкого распространения при помощи ветра семенами, легко попадают на лесосеки, где благодаря быстрому своему росту, не заглушаются упомянутыми травами, чего не бывает с сосною. Если эта порода не боится заморозков, то, как более медленно растущая в первые годы, она не в состоянии успешно конкурировать с травами на лесосеке. Все это вместе и приводит к тому, что в первые годы на лесосеке развиваются обильно и хорошо береза или осина. Продолжая расти, эти породы смыкаются и, образовав сплошной полог, создают уже под ним иные жизненные условия. Все те условия, которые помешали в самом начале ели и сосне занять лесосеку, теперь под пологом березы и осины отсутствуют и сравнительно небольшое затемнение почвы осиною и березою, как светолюбивыми породами, не препятствуют развиваться под этим пологом сосне и ели. Поэтому, при наличии налета семян этих пород, мы видим, что под пологом мягких древесных пород постепенно снова поселяются ель или сосна и успешно

дальше развиваются. Пройдет часто меньше 100 лет, и снова восстанавливаются прежние сосновые и еловые ассоциации. Таким образом, мы видим, что сосновые или еловые ассоциации под влиянием пожара и вырубki уступают место временным березовым или осиновым ассоциациям; эти же ассоциации, в свою очередь, с течением времени сменяются первыми. Аналогичная смена имеет место и в дубовых лесах под влиянием вырубki. Рассматриваемые смены столь распространены, что почти все наши березняки и осинники в лесной полосе представляют собою временные ассоциации, развившиеся на месте еловых, реже сосновых и дубовых лесов.

Большое влияние на смену растительных ассоциаций производит также осушка болот и заболоченных мест и орошение сухих пространств. При осушке болот смена растительности происходит не только от того, что количество влаги в почве становится меньше, но при этом происходит как изменение органических остатков, так и превращение минеральной части. И так как болотная и луговая растительность, как мы уже видели, чрезвычайно чувствительна на изменение содержания влаги в почве, то достаточно обыкновенно небольшого осушения, чтобы уже сменилась ассоциация. Ход смены ассоциации при этом будет зависеть как от степени осушки, так и от первоначального характера заболоченного пространства. Так, осоковое болото после осушки скоро заселяется злаками и двудольными луговыми растениями, сфагновое болото с копявой сосною (*Sphagnetum pinosum*) после осушки переходит в сосновый лес и т.п. При этом часто наблюдается, что если осушительные каналы не возобновляются, то они мало-помалу затягиваются и теряют свое значение. Тогда смена растительности идет в обратном направлении и может восстановиться прежняя ассоциация.

Орошение, понятно, также вызывает смену растительности, но тоже только до тех пор, пока оно действует. Раз орошение прекращено, то восстанавливаются постепенно опять прежние ассоциации. Такие смены можно, например, видеть при начавшем практиковаться у нас в Полесье орошении болот. Осушенные сфагновые болота обыкновенно не дают хорошего сена. Поэтому временное затопление их весной (или осенью) речной водой значительно улучшает их. Речная вода минеральной своею частью „удобряет“ такие болота, и растительность принимает иной характер. Сфагновый ковер начинает исчезать, появляются в большом количестве полевицы (*Agrostis canina* и *alba*), вейник (*Calamagrostis*), а впоследствии через несколько лет и мятлик луговой (*Poa pratensis*). Сфагнум под влиянием этого сменяется гипновыми мхами, которые затем также вытесняются упомянутыми травами (Доктуровский).

Пастьба скота также часто может быть причиной смены ассоциаций. Так, несвоевременная и неумеренная пастьба ведет к уплотнению почвы; в силу чего доступ воздуха в почву затрудняется, в почве накапливаются не вполне перегнившие растительные остатки, имеющие характер кислого перегноя. К кислотности же почвы многие растения, особенно же из злаков и бобовых, очень чувствительны. Поэтому часто луговые ассоциации с обилием злаков, бобовых и некоторых других двудольных начинают сменяться осоками (особенно часто *Carex Coodenoughii*) и иногда появляются мхи.

Однако, исследования А. П. Шенникова и И. Д. Гиёнеф-Богдановской привели к заключению, что влияние выпаса будет различным в разные годы.

Наблюдения их в Ульяновской губ. в пойме р. Суры заставили их сделать следующие общие выводы:

„Влияние выпаса отчасти совпадает с влиянием увеличенной сухости. В засушливый год выпас менее резко отражается на травостое, так как и без него сообщество изменяется отчасти в том же направлении усиления бобовых, разнотравья и уменьшения урожайности.

Временная пастьба скота на лугу отражается на травостое одной и той же ассоциации и при одинаковой степени интенсивности выпаса—не одинаково в различные годы, в зависимости от условий периода вегетации. В исследованном случае выпас понизил урожай луга в 3 раза в год разлива и в полтора раза в годы с более сухой весной.

Влияние выпаса—разнообразно и не всегда только отрицательное. Понижение урожая, увеличение сорности—в некоторых случаях компенсируются развитием массы бобовых и повышением устойчивости урожая в различные годы“.

На степях также пастьба скота ведет к смене ассоциаций. Так, Гордягин для Западной Сибири и востока Европейской части СССР отмечает две особенно характерные ассоциации степей: 1) степь ковыльную, где преобладают различные виды ковылей, *Stipae*, к которым уже примешиваются другие злаки, как пустынный овес (*Avena desertorum*), тонконог (*Koeleria gracilis*) и др., и 2) степь типчаковую, где главную роль играет типчак (*Festuca sulcata*), а другие злаки растут понемногу или местами почти вовсе отсутствуют. И вот оказывается, что в то время, как первая ассоциация представляет собою самобытное явление, вторая есть результат пастьбы скота на степях. Типчак, который хорошо переносит вытаптывание и обедание скотом и уплотнение почвы, занимает те места, где имеется такое воздействие со стороны культуры на первоначально однородную ковыльную степь.

Для степей юга России вопрос о смене ассоциаций под влиянием выпаса хорошо изучен Высоцким и Пачоским. Последний, например, устанавливает последовательно такие стадии смены ассоциаций по мере усиления пастьбы скота: ковыльная степь уступает место типчаковой из *Festuca scutata*, и последняя переходит в ассоциацию *Poa bulbosa*, а далее развиваются лишь *Ceratocephalus orthoceras* и некоторые другие сорные растения.

Пастьба скота и в лесах временами может оказать столь значительное влияние, что вызовет смену ассоциаций. Под влиянием вытаптывания и скусывания не только может измениться травяной покров в лесу, но сверх того может прекратиться и естественное возобновление древесной породы, определяющей характер леса, в силу опять-таки как изменения условий существования этим фактором, так и непосредственно— благодаря уничтожению молодняка древесных пород.

В степях и на лугах фактором, вызывающим смены ассоциаций, может быть также и сенокосение. Оно в этом направлении влияет двояко: 1) под влиянием сенокосения происходит искусственный отбор тех растений, размножению которых скашивание не причиняет значительного вреда, и 2) ежегодное пользование сеном в течение многих десятков лет приводит к истощению почвы, особенно на лугах. Так как истощается прежде всего верхний слой почвы, где распространяются корни типичных луговых злаков и бобовых, то эти последние уходят первыми с истощенного луга. На место их поселяются растения с более глубоко идущими корнями, большинство сорных трав, 3) скашивание не оставляет на месте остатков растений, это вызывает меньшее задерживание снега, отсутствие растительного войлока на почве, который предохраняет почву от высыхания и затрудняет развитие некоторых растений. Поэтому, напр., по исследованиям Келлера и Мальцева, в степях Воронежской губ. оказалось, что на нескосимых местах развивается более мощная и густая растительность, по преимуществу из злакового покрова и сильных высокостебельных двудольных растений, запаздывает развитие растительности в среднем на неделю, подавление весенней флоры и проч. Сенокосение затем ведет к постепенному исчезновению со степи перистых ковылей. См. также выше, стр. 90.

Уже перечисленных примеров достаточно, чтобы видеть, как велико число случаев, когда человек своей деятельностью является причиной смены растительных ассоциаций. Можно было бы еще привести целый ряд подобного рода смен. К этому нужно добавить, что человек, нарушая и изменяя условия существования растений в ассоциации и этим вызывая смену, очень часто содействует последней заносом семян. Талиер

в целом ряде исследований показал, какое огромное значение имеет этот фактор в изменении растительности. С одной стороны, сам человек и его домашние животные разносят семена, прицепившиеся к одежде или шерсти или приставшие к ногам вместе с грязью. С другой—его хозяйственная деятельность имеет такие способы массового распространения семян, как, например, перевозка сена, которые в естественных условиях, конечно, никогда не встречаются. По Талиеву, возникновение таких характерных ассоциаций, как ассоциации, развивающиеся на меловых обнажениях юга и юго-востока Евр. России, есть продукт деятельности человека. Уничтожение леса и пастьба скота содействуют образованию обнажений на меловых склонах и освобождают место для поселения других растений, семена которых заносятся сюда, подчас издалека, при участии человека. В силу этого в таких местах возникает ассоциация, чуждая естественной растительности данных мест.

Мы сейчас видели, что человек вызывает смену ассоциаций очень часто при посредстве домашних животных. Понятно, что и дикие животные иногда могут становиться причиной смен растительности. Не говоря уже о млекопитающих травоядных животных, которые могут содействовать смене растительности на лугах, степях и лесах, но и животные других классов могут оказывать такое же влияние на растительность. Так, насекомые-вредители, развиваясь в большом количестве, могут привести к полному уничтожению известной ассоциации.

Все вышерассмотренные категории смен можно объединить в понятие эколого-генетических или, лучше сказать, экогенетических смен, так как здесь основной причиной их является изменение экологических условий либо самими растениями, либо внешними факторами.

Однако, есть смены, которые сюда подвести нельзя, смены, являющиеся как бы последовательными стадиями формирования ассоциаций на новой почве, где главным двигателем смены является последовательный ход борьбы за существование между растениями, процесс их сживания друг с другом. Если изменение условий существования и происходит, то оно идет за происшедшей сменой ассоциаций и не ее определяет. Эти смены можно назвать автогенетическими.

Изучение автогенетических смен привело Пачоского к установлению правила, что растительность какого-нибудь места в своем естественном развитии проходит три основных стадии: 1) стадию открытых сообществ—пустыни, 2) стадию закрытых травяных сообществ—степи и 3) стадию закрытых лесных сообществ—леса. При заселении новой почвы прежде всего

возникают открытые ассоциации первой стадии, когда растения своими надземными или подземными частями еще не смыкаются, когда есть свободный доступ в сообщества новых элементов; сообщества в это время очень неустойчивы. Они более или менее скоро переходят в сомкнутые травяные ассоциации, которые постепенно переходят в последнюю стадию—стадию лесных сообществ. Между двумя последними стадиями может вклиниваться стадия кустарниковых ассоциаций. Каждая стадия, в свою очередь, слагается из ряда закономерно следующих друг за другом ассоциаций. Если мерилом более высокой организации ассоциации мы признаем степень дифференциации и специализации различных членов ее, то можно сказать, что указанный процесс выражается в переходе менее совершенных ассоциаций в более совершенные, в постепенном развитии более сложно устроенных ассоциаций с более крепкой спайностью их членов. В направлении этих последовательных смен можно видеть стремление: 1) к развитию наибольшей растительной массы, 2) к наилучшему использованию всех производительных сил данного места земной поверхности и 3) к созданию наиболее устойчивого сообщества. Если в начале такого развития борьба за существование приводит к сменам, быстро следующим одна за другой, то в дальнейшем смены замедляются и в конце-концов получается ассоциация, в которой члены достигли между собою устойчивого равновесия, или, как выражаются Л. Г. Раменский и А. П. Ильинский, вырабатывается равновесная ассоциация.

Устойчивое равновесие достигается, с одной стороны, разнообразием свойств членов, входящих в состав ассоциации, и с другой—наибольшей их приспособленностью как друг к другу, так и к условиям существования.

Однако, есть случаи в природе, когда естественно происходящие смены идут как бы еще дальше. Так, в Сев. Германии и Дании устанавливается, что после долгого времени существования в некоторых местах лесов получается значительное развитие в почве ортштейна и кислого гумуса, что ведет к тому, что лес уступает место менее высокоорганизованным ассоциациям верещатников с господством обыкновенного вереска (*Calluna vulgaris*). В подобного рода явлениях Пачоский видит результат одряхления растительного покрова, процесс старческий, который начинается за кульминационной точкой развития растительности.

Пачоский (1921) далее говорит, что, помимо временных, небольших регрессивных изменений, существуют грандиозные и остающиеся регрессивные изменения растительного покрова, вызываемые климатическими влияниями, идущими неизменно по одному и тому же направлению на огромных пространствах,

охватывающих целые зоны и области земной поверхности. Допуская, что некогда климат был теплее, влажнее и равномернее, Пачоский полагает, что в известное время развития нашей планеты появились в некоторых ее областях два разных типа климата, не известных в прошедшем: холодный и сухой. Растительный покров областей с ухудшающимся климатом должен был понижать свой тип и в крайних случаях переходить к пустынному, т.-е. двигаться в сторону, обратную нормальному движению. В общем, при этом происходит упрощение сообщества, которое в создании современных типов растительного покрова играло далеко немаловажное значение. Как и в других случаях упрощения (напр., общей организации), мы и в растительных сообществах часто не можем отличить этого вторичного явления от первоначальной простоты. Примеры: саванны — регрессивный тип, южно-русские степи — прогрессивный; настоящие обширные пустыни все, вероятно, являются стадиями угасания растительного покрова. Таким образом растительный покров проходит в своем развитии, по Пачоскому, следующие стадии:

1. Пустыня (временная).
2. Степь (перерия).
3. Лес.
4. Травяные и полупустынные (регрессивные) типы.
5. Пустыня (окончательная).

Пачоский полагает, что и первоначальное развитие растительного покрова на земле проходило те же стадии. Он говорит: „не только онтогенетическое (т.-е. наше автогенетическое) развитие растительного сообщества идет от пустынного фазиса через травяной к лесному; филогенез и в данном случае является прототипом онтогенеза, который есть лишь сокращенное повторение филогенеза“. Хотя нет документальных доказательств того, что травяная растительность развилась раньше древесной, что травяные сообщества предшествовали лесным, но, по мнению Пачоского, иначе этого процесса мыслить нельзя. Точно также надо допустить и в филогенезисе необходимость и начальной пустынной стадии, как она выступает всегда и в онтогенезисе.

Однако, против этих интересных теоретических предположений нельзя не заметить следующего: во-первых, является совершенно произвольным обобщение явлений автогенетической смены отдельных сообществ с изменениями растительного покрова целых стран. Если сообщество при своем формировании на новой почве или при уничтожении старого и проходит ука-

занные выше три стадии, то, как это можно считать хорошо установленным, сейчас нет никаких объективных данных, чтобы этот процесс можно было бы переносить и на изменения растительного покрова целых стран. Затем, Пачоский не расчленил в рассматриваемом случае двух резко отличных смен. Если смены растительных сообществ при зарастании новой почвы протекают в известном направлении вне зависимости от общих изменений климата и почвы, являясь результатом только последовательного появления все новых и новых растений на данной территории и хода борьбы за существование между поселенцами и постепенного сживания друг с другом растений с выбрасыванием из среды их видов, не находящих определенного места в складывающемся строе сообщества, то под влиянием совершенно других причин происходит указанное регрессивное изменение покрова. Как сам Пачоский говорит, это прежде всего может происходить под влиянием изменения климата. Следовательно, мы здесь имеем смены совершенно иной категории, смены, которые ничего общего не имеют с автогенетическим развитием растительных сообществ, смены, которые также могут пойти и в сторону усложнения сообществ, если климат станет лучше. Если мы, напр., допустим, как вытекает из многих данных, что ныне в Евр. части СССР климат делается постепенно более влажный и в силу этого, как думают некоторые (напр., Л. С. Берг), леса надвигаются на степь, то вот будет пример изменений сообществ в сторону их усложнения в силу тех же климатических причин. Таким образом, те смены растительного покрова, которые хочет рассматривать Пачоский, как регрессивные, будут не автогенетические, а экзодинамические. По существу, мы до сих пор смен регрессивных, идущих в силу только процессов фитосоциальных, не знаем. Другие случаи, когда сообщество упрощает современем свою организацию без общего изменения климата, напр., при заболачивании леса и превращении его в болото, будут также определяться изменением условий существования, именно, почвы, что часто может явиться следствием жезнедеятельности растений.

Поэтому, не касаясь вопроса об изменении растительного покрова целых областей, которое связано с изменением климата и безразлично, может идти в ту или в другую сторону, многократно сменяясь, ход автогенетических смен растительных сообществ на известном местообитании, повидимому, в некоторых случаях может проходить нормально лишь через три стадии, до леса включительно. Но климатические условия могут задержать и остановить этот процесс то на той, то на другой стадии его. Так, возможно, что в степях, где благодаря климату лес не может расти, автогенез сообществ заканчивается на

стадии травяного сомкнутого сообщества, а в пустынях в силу этого же фактора автогенез сообщества далее первой стадии не идет.

Однако, является все же большим вопросом, действительно ли можно говорить об обязательности прохождения растительностью в процессе автогенетических смен указанных трех стадий—открытого сообщества, закрытого травяного и лесного. Наблюдения показывают, напр., что при зарастании новой почвы, образовавшейся при намыве на берег отложений реки или озера, иногда прямо поселяется древесная растительность (напр., ивы, тополя), или же эта растительность появляется сразу после открытого сообщества. Поэтому, быть может, было бы правильнее говорить о прохождении растительностью при автогенетических сменах следующих стадий: 1) открытые сообщества, 2) закрытые невыработавшиеся сообщества и 3) закрытые выработавшиеся сообщества. Причем в одних случаях наблюдается развитие сперва травянистого сообщества, а затем лесного, в других же эта последовательность не обязательна. Для этих трех стадий Л. Г. Раменский дает такие характеристики: первая стадия характеризуется раздельно-зарослевым сложением, когда пионерная растительность образует обычно несомкнутые, почти чистые заросли случайных видов, среди которых много растений с легко распространяемыми семенами, много сорных малолетников, среди многолетников преобладают вегетативно-подвижные растения (с ползущими корневищами, отпрысками, плетями и т. п.). Здесь присутствуют часто растения, заведомо не выносящие конкуренции с другими. Вторая стадия характеризуется смыканием отдельных зарослей и смешаннопятнистым сложением. Малолетники и антисоциальные растения постепенно выпадают и заменяются растениями, приспособленными к конкуренции. Третья стадия характеризуется диффузным сложением, при котором все виды равномерно перемешаны, господствуют многолетники, приспособленные к прочному удерживанию за собою территории (растения-сидни, по терминологии Высоцкого). Малолетники и вегетативно-подвижные растения лишь выполняют промежутки между основными растениями.

Последовательное прохождение различных стадий автогенетической смены дает ряд сменяющихся сообществ. Этот ряд был назван Моссом „формацией“. Однако, этот термин обычно употребляется совершенно в ином смысле, поэтому лучше именно говорить об автогенетическом ряде (sere, по Клементю). Такой ряд в конце-концов приводит к „климатически заключительному сообществу“ (groupement climatique final=klimatische Schlussgesellschaft). В американской литера-

туре обычно употребляют выражение „Климакс-сообщество“ (Climax). В таком же смысле А. П. Ильинский употребляет выражение „коренной ассоциации“.

Чем ближе автогенетическая смена подходит к заключительному своему звену, коренной ассоциации, тем более оказываются выработанными в ней фитосоциальные отношения и тем более она совершенна с указанной точки зрения. Резюмируя то, что было ранее сказано на этот счет и несколько дополняя, можно сказать, что для более выработавшихся сообществ (ассоциаций) должно быть характерным следующее:

1) Равномерность распределения растений на участке, занятом данной ассоциацией, так что на маленькой его части можно встретить все характерные виды данной ассоциации, т.-е. меньшая величина минимумаареала, который, однако, и для выработавшихся различных ассоциаций может быть очень различен по величине.

2) Большим процентом видов с высокой встречаемостью в данной ассоциации (Ильинский).

3) Большим постоянством коэффициента пестроты сообществ данной ассоциации.

4) Более сложившиеся сообщества будут обладать высшим родовым коэффициентом, т.-е. процентным отношением числа родов к числу видов в данной ассоциации (Ильинский).

5) В ряду сменяющихся сообществ при автогенезе более выработанные сообщества будут иметь более бедный видовой состав, чем предыдущие сообщества, исключая первые стадии этого ряда.

6) Затрудненность при нормальных условиях внедрения новых элементов.

7) Резче выраженная ярусность в пространстве в надземных и подземных частях.

8) Более равномерное распределение развития разных видов в течение вегетационного периода (смена аспектов во времени), т.-е., по В. В. Алехину, „фенологическая насыщенность“ более сложившихся сообществ.

9) Сложение из экологически разных растений и вообще сложение из ясно дифференцированных фитосоциальных типов, играющих определенную роль в структуре сообществ.

10) Большая устойчивость состава сообществ и соотношения видов в нем в разные годы, отличающиеся разными климатическими условиями, что приводит к способности использования сил природы без перерывов.

11) Меньшая зависимость от изменения условий существования, в частности почвы, в силу чего сообщества данной ассоциации могут сохранять фитосоциальный характер, произрастая иногда даже на незначительно отличающихся почвах.

12) Покрытие данной почвы наибольшей постоянной растительной массой, т.-е. наилучшее использование всех производительных сил природы.

Однако, нужно оговориться, что многие из названных критериев степени выработанности фитосоциальных отношений в ассоциации являются априорными и нуждаются в подтверждении,—особенно это относится к пунктам 2-му, 3-му, 5-му, 8-му и 12-му. Они являются лишь рабочими гипотезами.

Последний критерий, выдвинутый Пачоским, особенно требует проверки, а может быть и некоторого изменения, так как, по видимому, есть факты этому положению, так выраженному, противоречащие, напр., смена заросли высоких бурьянов в степи злаковым ковром, смена соснового леса еловым, смена в Америке *Pseudotsuga taxifolia* посредством *Tsuga canadensis*.

Среди смен экзодинамических особое значение имеют смены, вызываемые деятельностью человека, реже массовым развитием животных. Эти смены большей частью, но не всегда, как это указал Л. Г. Раменский, носят временный характер, и с течением времени большей частью восстанавливается прежний характер сообщества и возобновляется процесс автогенетической смены. В этого рода сменах, следуя Г. Н. Высоккому, можно наблюдать как бы две стадии: 1) нарушение естественного покрова, его изменение под воздействием человека или животных—стадию, которую им предложено назвать *дегрессией*, и 2) стадия постепенного восстановления прежнего характера растительности—*демутация*. Каждая из этих стадий—депрессия и демутиация—может слагаться из ряда следующих одна за другой ассоциаций. Однако, может ли произойти полное восстановление прежней коренной ассоциации—это еще не известно. А. П. Шенников считает, что новая ассоциация тождественной старой не будет, а лишь будет только видимая конвергенция ассоциаций. Такие ассоциации, возникшие под влиянием человека, пожаров, пастьбы скота и т. п., или стихийного внезапного уничтожения растительного покрова, как-то: бурелома или нападения животных, могут быть названы производными. Такого рода ассоциации часто называли временными, однако, это выражение нельзя назвать удачным, так как такие ассоциации, как было сказано, иногда и не возвращаются к коренным, и являются постоянными.

Принимая во внимание то, что сказано об автогенетической смене сообществ, необходимо прийти к заключению, что правильное говорить не о том, что одинаковым внешним условиям существования соответствует одна и та же ассоциация, а о том, что известной комбинации почвенных и климатических условий соответствует свой автогенетический ряд ассоциаций.

При одних и тех же почвенных и климатических условиях, поскольку они определяются не самой растительностью, могут существовать различные ассоциации, как члены одного автогенетического ряда. Это положение, конечно, не противоречит тому, что каждая ассоциация, будет ли это коренная или автогенетически сменяющаяся ассоциация—безразлично, отражает на себе влияние этих условий существования, но, понятно, на последних ассоциациях, как менее организованных, это отражение будет менее резко выражено, чем на коренных ассоциациях с их более выработанной структурой.

Из рассмотрения различных смен ясно, что и понятие заключительной, или коренной ассоциации лишь относительно, так как в точном смысле слова заключительных, постоянных ассоциаций нет.

Все смены растительных ассоциаций можно было бы классифицировать так:

I. Автогенетические смены.

II. Экогенетические смены.

1. Эндодинамические смены.

2. Экзодинамические смены.

- а) Климатогенные смены,
- б) Эдафогенные смены,
- в) Зоогенные смены,
- г) Антропогенные смены.

III. Филогенетические смены.

Под последним я подразумеваю последовательную, непрерывную эволюцию ассоциаций (не сообществ), которую они прошли в течение геологически длительного времени, так как, как было уже упомянуто выше, можно говорить о филогении ассоциаций в смысле их выработки в течение веков. Напр., мы можем говорить о филогении елового леса, или его ассоциаций, имея в виду тот путь, какой прошел еловый лес, постепенно вырабатываясь в течение многих тысячелетий. В данном случае филогения ассоциации будет соответствовать филогении вида. В настоящее время мы еще ничего не знаем о филогении наших ассоциаций и не имеем даже методов выяснения ее, и решение этого вопроса является одной из интереснейших дальнейших задач фитосоциологии.

Выше я коснулся того, что на систему отношений в растительной ассоциации можно смотреть с точки зрения принципа подвижного равновесия. Наибольшего развития эта точка

зрения получила в работах А. А. Еленкина, Л. Г. Раменского, А. П. Ильинского, а в последнее время и В. В. Алехина и И. К. Пачоского.

Л. Г. Раменский (1918) поэтому, подходя к выяснению основных черт растительного сообщества, так формулирует свою точку зрения:

„Растения, как и все живое, подлежат процессу смерти: отмирают отдельные ветви и побеги, погибают целые экземпляры. У населяющих луга травянистых растений каждый год отмирают все побеги, оставляя в земле лишь „зачатки“ нового поколения побегов в виде зимующих почек (на корнях, корневищах, клубнях), либо в виде семян, спор. Процесс отмирания уравнивается другим явлением—непрерывным (кроме периодов покоя) рождением и вырастанием: растительный покров все время возобновляется, и у травянистых типов это возобновление стало периодическим, ежегодным. В процессе возобновления происходит напряженная взаимная борьба растений за место и источники питания (свет, влагу, воздух, соли). Исход борьбы определяется биологическими особенностями конкурирующих растений и внешними условиями, в различной степени благоприятными для отдельных конкурентов. В каждом единичном случае борющихся особей побеждает то та, то другая сторона, в зависимости от местных временных обстоятельств; но в общем итоге растения каждой однородной по условиям территории расслаиваются на более и менее успешных, приспособленных к данному местообитанию. Сильные в данной обстановке растения побеждают почти во всех пунктах, обильно разрастаются и достигают господства, образуют основу травостоя. Другие виды растений в большинстве случаев терпят поражение, успешно возобновляются лишь там и сям, и в результате остаются лишь в виде более или менее обильной примеси к основному фону. Нужны, однако, исключительно тяжелые внешние условия, чтобы поставить растению абсолютную преграду, лишив его всяких шансов выжить, возобновиться. Действительно, наблюдения показывают, что, по мере внимательного изучения травостоя любого луга, в нем находятся в виде редких, быть может, жалких, подавленных экземпляров, все новые и новые виды растений, порою самые неожиданные, казалось бы, неподходящие к условиям данного обитания.

В конце-концов борьба приводит к равновесию: рождаемость каждого вида растения сравнивается с его смертностью, количественное отношение членов растительного покрова становится постоянным: перед нами установившаяся, равновесная растительная формация ¹⁾, соответствующая условиям населе-

¹⁾ Понимать в данном случае надо, как группировка растений.

мой территории, всецело их отражающая. Но стоит этим условиям измениться—и шансы борьбы станут иными, а в результате сместится и точка равновесия, изменятся количественные соотношения растений. Как видим, равновесие растительного покрова является примером типичных подвижных равновесий, основанных на балансе прихода-расхода“.

„В природе нет полной подвижности, полного равновесия—все течет, меняется. Изменяются и свойства луговых территорий—одни из них постоянно уплотняют свои наносы и засоляются, в других—усиливается аллювиальный процесс, третьи постепенно усыхают, вследствие углубления русла реки, либо начинают усиленно засоряться и т. д.

Соответственно перемене условий смещаются и точки равновесия, то медленно, то быстро, порою—катастрофично; в результате мы наблюдаем пеструю, сложную картину смены луговой растительности, ее эволюции в различных направлениях. Поэтому на лугах приходится постоянно констатировать не только равновесные и как будто устойчивые растительные формации, но также формации равновесно-сменные, шаг за шагом изменяющиеся сообразно смещению точки равновесия (но в каждый данный момент соответствующие внешним условиям) и еще чаще—нарушенные формации, выведенные из равновесия, вследствие резкой смены условий“.

Еленкин, особенно настаивая на применении принципа подвижного равновесия к учению о растительном сообществе, идет еще далее в этом направлении и делает вывод, что „в действительности нет ни борьбы, ни взаимопомощи, а есть только объективный закон подвижного равновесия, регулирующий все взаимоотношение компонентов любого сообщества“.

А. П. Ильинский (1924), подходя также к растительному сообществу, как к системе, находящейся в состоянии подвижного равновесия, ближе останавливается на выяснении понятия равновесных ассоциаций. Он говорит, что к равновесным ассоциациям относятся все коренные сообщества, создавшиеся веками и обнаруживающие климатическую зональность. Коренными же, в его смысле, будут, как говорилось выше, ассоциации, в которые в конце-концов переходят сменяющиеся сообщества в порядке автогенетической смены.

Не возражая против приложения принципа подвижного равновесия к пониманию многих явлений растительных сообществ, совершенно нельзя согласиться с теми выводами, которые делаются названными авторами отсюда.

Прежде всего, разве можно заменить борьбу за существование и взаимопомощь в растительном сообществе подвижным равновесием, разве это исключают друг друга понятия?

Нет сомнения, что во многих случаях система отношений, существующая в растительных сообществах, может быть рассматриваема, как подвижное равновесие, почему, напр., Пачоский (1922) также определенно считает, что настоящие сообщества находятся в подвижном равновесии. Но ведь это подвижное равновесие и есть следствие борьбы за существование, есть лишь одно из ее проявлений. Равновесие может под влиянием изменения условий существования нарушиться и дать перевес новым группам членов, входящих в данное сообщество, именно потому, что все время здесь действует борьба за существование, но также и взаимопомощь нельзя противопоставлять ни принципу подвижного равновесия, ни борьбе за существование. Элементы взаимопомощи, которые наблюдаются в сообществе, есть следствие все той же борьбы за существование, потому что они развиваются под влиянием именно этой борьбы за существование. С другой стороны, эта взаимопомощь и есть один из элементов, определяющих собою подвижное равновесие. Таким образом, об упразднении борьбы за существование и взаимопомощи и замены их принципом подвижного равновесия не может быть и речи. Можно вполне согласиться с А. А. Еленкиным, что для учения о растительных сообществах чрезвычайно важно изучить все условия, определяющие это подвижное равновесие, так как этим мы изучаем все условия хода борьбы за существование внутри сообщества, на важности чего для растительных сообществ настаивал еще в 1891 г. Коржинский.

Итак, из этой главы мы видим, как разнообразны случаи, когда равновесие между членами, образующими сообщество, настолько нарушается под влиянием тех или других причин, что одно сообщество переходит в другое. Однако, при всем том, все же можно говорить об известной устойчивости сообществ, сохраняющимися, как таковые, в течение ряда лет. А. П. Шенников, изучая луга в Ульяновской губернии в течение нескольких лет при очень различных климатических условиях вегетационных периодов, показал, как устойчив тем не менее состав сообществ.

При этом необходимо смену сообществ (ассоциаций) не смешивать со сменой аспектов, когда их состав и количественные соотношения видов в сложении сообщества остаются в существенном те же, но в различные периоды меняется лишь их вид в силу того, что то одни, то другие виды своим развитием более бросаются в глаза. Следует повторить еще раз, что надо различать двоякого рода смену аспектов: фенологическую и хронологическую. В первом случае мы имеем смену аспектов в течение вегетационного периода и зимы в зависимости от изменения климатических элементов

по временам года, во втором—изменение вида сообщества в разные годы, отличающиеся разными климатическими условиями; напр., одно и то же сообщество в влажный и засушливый год будет иметь различный вид, так как из состава данного сообщества в первом случае будут особенно сильно развиваться одни виды, в другом случае другие, при этом некоторые виды могут оставаться даже в состоянии корневищ, семян и т. п. покоящихся органов. При этом сообщество в своем составе будет одно, но иметь лишь разные аспекты. Конечно, бывают случаи, когда климатические условия столь резко меняются, что разрушают сообщество, вызывая гибель многих его членов и заменяя их другими. Тогда действительно можно говорить о смене сообществ, о смене экзодинамической. Вообще же сообществу свойственна как бы волнообразная смена аспектов; на фоне волн хронологических аспектов мы имеем волны более мелкого масштаба—фенологические аспекты. И эта смена аспектов не противоречит идее известной устойчивости и определенности ассоциаций, как это думает Раменский. Она только свидетельствует, что ассоциация представляет собою систему отношений растений, способную приспособляться не только к разным условиям одного вегетационного периода, но и в известных пределах и к условиям разных лет.

VII.

Излагая основы учения о растительных сообществах, нельзя не остановиться на классификации ассоциаций. Однако, эта часть фитосоциологии наименее разработана. Классификация ассоциаций, как и многих других объектов, помимо своего практического значения, которое она может иметь, напр., для сельского хозяйства, важна еще потому, что она является выражением того, что мы знаем вообще об ассоциациях и является методом познания их. Конечно, можно классифицировать ассоциации по отдельным бросающимся в глаза признакам, напр., по составу—на чистые и смешанные, по строю—на одноярусные и многоярусные. Все такие классификации, как основанные на одном признаке, имея значение в отдельных случаях, не являются, однако, естественными. Затем часто кладут в основу классификации условия местообитания, от которых зависят многие стороны жизни сообщества, при чем принимаются во внимание то типы местообитания в целом (например, классификации типов насаждений школы проф. Г. Ф. Морозова), то какой-либо один из факторов его, напр., влажность почвы (Варминг, Гребнер). Из этих классификаций, конечно, более совершенны классификации по типам местообитания, но и они являются все же искусственными, основанными к тому же на признаке, не принадлежащем собственно сообществам. Это почти все равно, что классифицировать виды по условиям их местообитания. Я говорю „почти“ потому, что отдельный вид, обладая известной пластичностью своей организации и способностью приспосабливаться, может существовать при довольно различных условиях, сообщество же, образуя стройную, но в то же время и чувствительную систему отношений между растениями, в своем составе и своей структуре более точно отвечает условиям местообитания.

Из таких классификаций растительных ассоциаций, классификаций, основанных на сходстве факторов, под влиянием которых развиваются ассоциации, упомяну лишь о классификации, предложенной Вармингом (1895), приобревшей большую популярность. Этот ученый в основу своего подразделения

положил зависимость растений от воды и отношение растений к воде. Поэтому он делит все ассоциации на 4 группы:

1) Гидрофитная растительность—водная растительность и растительность на богатой водою почве.

2) Ксерофитная растительность, развивающаяся на сухой почве.

3) Галофитная (солончаковая) растительность.

4) Мезофитная растительность, развивающаяся при средних условиях влажности воздуха и почвы.

Впоследствии (в 1909 году) Варминг совместно с Валем видоизменили эту классификацию, установив 13 классов ассоциаций, но принцип подразделения на классы в общем остался тот же. Их классификация такова:

A. Очень сырая почва.

1. Гидрофиты (водные ассоциации).

2. Гелофиты (болота, но не сфагновые, а травяные и лесные).

B. Физиологически сухая почва.

3. Оксифиты (на кислой почве, напр., сфагновые болота).

4. Психрофиты (на холодной почве, напр., растительность тундры).

5. Галофиты (на почве с солью).

C. Физически сухая почва.

6. Литофиты (на камнях).

7. Псаммофиты (на песках).

8. Ксерофиты (на сухих местах).

D. Очень сухой климат.

9. Эремофиты (пустыня и степи).

10. Псилофиты (саванны).

11. Склерофиты (жестколистные деревья и кустарники).

E. Физически или физиологически сухая почва.

12. Хвойный лес.

F. Мезофитная растительность.

13. Мезофиты.

Против классификации Варминга были делаемы возражения, главным образом состоявшие в том, что им взят только один фактор, что далеко не все ассоциации определяются только отношением к воде. Тем не менее, нельзя не отметить,

что во многих случаях классификация Варминга является очень полезной, так как вода является наиболее важным фактором в жизни растений, что она налагает очень резкий отпечаток на все стороны жизни как отдельного растения, так и целых сообществ.

Естественная классификация ассоциации должна основываться на том, что составляет сущность сообщества, т.е. на степени сложности их фитосоциальной организации. Однако, создание такой классификации в настоящее время очень затруднительно, так как с этой точки зрения сообщества еще очень мало изучены. Как на попытки такого рода классификаций, можно указать на классификации Пачоского (1900) и Савенковой (1916). Классификация, предложенная Брокман-Ерошем и Рюбелем (1912), хотя и основанная на другом принципе, выливается в своих первых подразделениях в форму, сходную с классификацией Пачоского.

Согласно классификации, предложенной Пачоским (1900 г.), ассоциации могут быть подразделяемы следующим образом:

А. Открытые ассоциации.

а) Нормальные ассоциации.

1. Ассоциации водной растительности.
2. Ассоциации растительности песчаных дюн.
3. Ассоциации растительности скал.

б) Ненормальные ассоциации. Синантропная (сопутствующая человеку) растительность,

В. Закрытые ассоциации.

- а) Лугово-болотные ассоциации.
- б) Лесные ассоциации.

Швейцарские ученые Брокман-Ерош и Рюбель, основываясь на физиономии и общей экологии ассоциаций, делят их на 4 типа: 1) лесная растительность—*Lignosa*; 2) луга (включая и болота)—*Prata*; 3) пустыни (всюду, где нет сомкнутого покрова)—*Deserta*, и 4) растительный планктон—*Phytoplankton*. Дальнейшие подразделения этих типов основываются на том же принципе.

Сравнивая эти две классификации, Пачоского и Брокман-Ерош'а и Рюбел'я, можно видеть, что, несмотря на кажущуюся разницу в основаниях для этих классификаций, они сходны между собою. И там и здесь имеются отдельные группы пустынных ассоциаций, луговых ассоциаций и лесных ассоциаций. По Пачоскому, если быть последовательным, фитопланктон:

необходимо отнести к группе открытых ассоциаций (*Deserta*). Но, в виду крайней своеобразности фитопланктона, как типа растительности, является целесообразным последовать системе швейцарских ученых и установить четвертую группу. Точно также вряд ли есть основание моховые сфагновые болота отнести в группу „*Prata*“. По всей своей общей экологии, по взаимоотношениям между сфагнумом и другой растительностью, эти ассоциации слишком своеобразны, слишком отличны от „лугов“, чтобы можно было бы их объединять в одну группу. В отношении автогенной растительности они также весьма своеобразны, их роль в последовательной смене растительности, как отмечалось уже выше, отлична от роли луговой растительности, поэтому и с точки зрения принципа Пачоского можно установить пятый тип растительности, тип сфагновых болот (*Sphagneta*).

В последнее время в западно-европейской литературе сделано несколько попыток к дальнейшему развитию, а частью изменению классификации Брокман-Ероша и Рюбеля. Укажу, напр., на классификацию Дю Риэ (*Du Rietz*), который устанавливает следующие основные группы: А. *Lignosa* (леса и кустарники), В. *Herbosa* (травяные ассоциации), С. *Bryosa* (моховая растительность), D. *Lichenosa* (лишайниковая растительность), E. *Phycosa* (водоросли) и F. *Mycosa* (грибы). Последние четыре группы устанавливаются в том случае, когда состав ассоциаций состоит только из одного какого-либо типа растений — мхов, лишайников, водорослей или грибов. В собственном смысле слова это подразделение ассоциаций не является фитосоциологическим, а эколого-физиономическим, как оно и было названо Брокман-Ерошем и Рюбелем.

Савенкова дает такую классификацию:

I. Ассоциации открытые, характеризующиеся почти полным отсутствием взаимного влияния растений друг на друга. Растительный покров не сомкнут, и потому возможно внедрение новых членов. Развиваются, главным образом, при заселении новой почвы.

II. Ассоциации замкнутые, но с еще невыработавшейся системой отношений между членами.

При заселении какого-либо клочка земли растениями может наступить момент, когда травостой уже сомкнулся, но если вникнуть во взаимоотношения растений, то заметна случайность этой группы. Система отношений в подобных сообществах еще не выработалась, так как это пока еще случайные комбинации растений, поселившихся на обнажившейся почве, подвергавшиеся естественному отбору еще в течение недостаточно долгого времени.

Ассоциации с еще невыработавшейся системой отношений дальше можно подразделять следующим образом:

1) ассоциации несложившиеся, односоставные. К этой категории относятся ассоциации, образованные главным образом одним видом, к которому лишь до известной степени приспособляются остальные, но система отношений еще не сложилась. Такими сообществами будут культурные поля ржи, овса, ячменя и т. п., паровые поля, заселяющиеся иногда почти исключительно поповником (*Leucanthemum*), осотом (*Sonchus*), бодяком (*Cirsium*) — пожарища, зарастающие Иван-чаем (*Epilobium angustifolium*);

2) ассоциации несложившиеся, разносоставные. Зачаточные ассоциации, образованные несколькими видами. Нет ни одного элемента, который можно было бы назвать определяющим. Характерна пестрота, пятнистость в распределении видов. Пример подобного сообщества следующий: на суходольных лугах Новгородской губернии, на месте вырубленных в 1914 году кустарников, в 1915 году можно было встретить следующее сообщество. Травостой высокий, сомкнутый, но в то же время совершенно случайный, группы поповника (*Leucanthemum vulgare*), рядом группа Иван-да-Марья (*Melampyrum nemorosum*), полевой герани (*Geranium pratense*), вязолистной таволги (*Filipendula Ulmaria*), северного подмаренника (*Galium boreale*), дубровной вероники (*Veronica Chamaedris*), пахучего колоска (*Antoxanthum odoratum*), лапчатки (*Potentilla Tormentilla*), Иван-чая (*Epilobium angustifolium*), лекарственной буквицы (*Betonica officinalis*). Все эти растения расположены группами, не перемешиваясь между собою. Если сравнить 2 рядом лежащие площадки, то они резко отличаются друг от друга по видовому составу.

Разносоставные сообщества могут быть образованы разными фитосоциальными типами. Например, можно встретить сообщество, в котором есть и древесные и травянистые растения и мхи, но систем отношений еще не выработалось. Во взаимоотношениях между этими растениями нет ничего подобного взаимоотношениям, наблюдаемым, напр., в лесу, вообще в сложившемся сообществе. Здесь все эти фитосоциальные типы встречаются рядом, но они еще не дифференцировались по функциям.

III. Ассоциации замкнутые, с установившейся системой отношений. Это ассоциации сложившиеся. Виды, по крайней мере, главные, равномерно перемешаны между собою, так что даже на небольшой площадке можно встретить все характерные виды. Такая равномерность распределения служит указанием однородности системы отношений. Проникновение чуждых элементов в подобное сообщество при нор-

мальных условиях невозможно. Обычно в состав растительного сообщества входят члены очень разнообразные по своему внешнему виду, по своей морфологии. Но для выяснения структуры сообщества важно не то, что эти элементы различаются по внешнему виду, а то, что они резко отличаются по своей роли в данном сообществе. Можно выделить следующие фитоциальные типы: ярус древесных растений, ярус кустарников, ярус травянистых растений, ярус мхов и лишайников. Обычно в растительных сообществах одна из этих социальных групп является как бы господствующей—определяющей, как мы теперь говорим, эдификатором. Ее образом жизни определяется существование других групп. На основании того, какая из социальных групп является эдификатором, можно наметить следующие типы замкнутых сложившихся ассоциаций:

1) Лес. Господствующая социальная группа—ярус древесных растений.

2) Заросли кустарников. Господствующая социальная группа—ярус кустарников.

3) Луга и луговые болота. Господствующая социальная группа—ярус травянистых растений.

4) Моховые болота. Господствующая социальная группа—ярус мхов.

Кроме того, встречаются ассоциации переходные, в которых трудно сказать, какой социальный тип является определяющим. Такими переходными будут ассоциации с борьбой двух социальных групп—мхов и древесных растений (заблачивающиеся леса и, наоборот, болота, покрывающиеся лесом) или же с борьбой яруса мхов и трав (замщенные луга или же моховые болота, затягиваемые дерновиной травянистых растений).

Дальнейшее подразделение этих крупных групп на более мелкие также возможно на основании степени сложности социальной структуры. Для примера можно привести дальнейшие подразделения одной из этих крупных групп, а именно 3-ей группы, т.е. ассоциации с господствующей социальной группой ярусом травянистых растений.

а) Травянистые ассоциации с несложными взаимоотношениями. Обычно один вид является определяющим сообщество. Остальные виды немногочисленны, они как бы играют роль заполняющих промежутки, так как один вид не может образовать вполне сомкнутого травостоя. Примером подобных сообществ могут служить заросли камыша (*Scirpus lacustris*), тростника (*Phragmites communis*), осоки (*Carex acuta*, *Carex Goodenoughii*, *Carex panicea*), хвоща (*Equisetum limosum*), манника (*Glyceria fluitans*) и др. Такие сообще-

ства обычно встречаются на местах, избыточно увлажняемых. Благодаря избыточному увлажнению, создаются специфические условия местообитания. Приспособиться к этим условиям могут только немногие виды, и потому конкуренты на данную площадь немногочисленны и неразнообразны.

б) Ассоциации более сложные. Уже нет одного вида, определяющего сообщество. Сообщество обычно бывает составлено несколькими видами, дающими фон, и на этом фоне располагаются другие, второстепенные виды. (Часто встречаются сообщества, где фон образуется несколькими видами злаков, на их фоне встречаются бобовые и другие семейства). Обычно такого рода сообщества встречаются в оптимальных условиях увлажнения. В распределении корневой системы почти незаметно ярусности или же она очень слабо выражена, но зато, так как травстой в таких условиях увлажнения обычно хороший, ясно выражена ярусность надземных частей. Характерно также то, что все сочлены по своим требованиям к влажности принадлежат к близким между собой экологическим типам. Таковы некоторые ассоциации заливных лугов.

с) Наиболее сложные травянистые ассоциации. Ассоциации с более резко выраженной специализацией членов, характеризующиеся тем, что в состав сообщества входят различные экологические типы. Напр., в одном сообществе можно встретить гидрофитов (напр., осок) и ксерофитов, напр., *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella*, *Festuca ovina*. Резко заметна ярусность в распределении корневой системы. Напр., в суходольных лугах Новгородской губернии (см. рис. на стр. 31) очень распространено сообщество, в котором одни члены — овсяница (*Festuca ovina*), кошачья лапка (*Antennaria dioica*), ястребинка — распространяют свою корневую систему очень поверхностно — на глубине 3—5 сант., другие же растения, напр., осоки, — на глубине 6—8 сант. В этом же сообществе находим членов, как, напр., клевер (*Trifolium medium*) и бедренец (*Pimpinella saxifraga*), пускающие корни до 50—60 сант. глубины. Таким образом взаимоотношения между членами значительно более сложные: наблюдается или ярусность корневой системы, или, в целях более совершенного использования влаги, развитие в разные периоды, развитие по разным аспектам. Таковы сообщества, которым приходится терпеть недостаток влаги и вследствие этого приспособляться к более экономному использованию имеющейся в их распоряжении воды. Таковы ассоциации суходольных лугов, сухих степей и т. п.

Эти классификации Пачоского и Савенковой лишь первые попытки чисто фитосоциологического подхода к классификационной проблеме. И если во многом они еще не совершенны, тем не менее самая идея их заслуживает большого внимания.

Принимая во внимание, что в любой растительной ассоциации условия местообитания, видовой состав, экологический тип входящих в нее растений и фитосоциальный строй связаны между собою взаимными соотношениями, мне думается, что будущая естественная классификация ассоциаций в одно и то же время должна быть и экологической и фитосоциологической, она должна отражать в себе, как условия среды, так и экологический тип растений и фитосоциальный строй ассоциаций. Построить такую общую систему ассоциаций сейчас, однако, нельзя, так как сами ассоциации изучены очень мало.

Как попытку приблизиться к подобного рода классификациям, я приведу предложенную мною систему еловых ассоциаций¹⁾, ограничиваясь лишь северной половиной Европейской части СССР.

Прежде всего надо отметить, что в пределах северной половины Европейской части СССР можно наметить следующие пять основных типов условий местопроизрастания еловых лесов: 1) почвы то более, то менее богатые, глинистые или суглинистые или супесчаные, хорошо дренированные, на местах с достаточно выраженным рельефом, на севере большею частью приуроченные к рекам; 2) такие же почвы, но уже заболочивающиеся, менее хорошо дренированные, с менее развитым рельефом, на севере большею частью расположенные далее от реки; 3) почвы еще более заболоченные, с нерасчлененным рельефом, равнинные, еще далее от рек расположенные. Эти три типа условий местообитания составляют как бы один ряд, связанный с последовательным усилением степени заболачивания; 4) дно узких долин рек и ручьев (лога), где появляется избыточное увлажнение, но воды в большей или меньшей степени проточны; 5) места, несущие для севера исключительно богатые почвы, чаще всего связанные с близким залеганием известковых пород.

В зависимости от этих основных пяти типов условий местопроизрастания ельников, мы их прежде всего можем расчленить на 5 групп, которые отличаются как фитосоциальным строем своих ассоциаций, так и ростом елей. Наглядным, бросающимся в глаза, признаком, однако, не самым важным, будет характер нижних ярусов их ассоциаций.

Поэтому можно дать такую классификационную схему еловых ассоциаций:

I. Рельеф большею частью достаточно развит, места хорошо дренированы, почвы то более, то менее богатые суглинки,

¹⁾ Подробнее см. об этом мою книжку: „Краткое руководство к исследованию лесов“. 1927 г. Изд. „Новой Деревни“. Там же аналогичная система дана и для сосновых лесов.

глины или супеси, незаболочены.—Ельники-зеленомошники, *Piceeta hylacomiosa*.

II. Рельеф менее развит, места слабо дренированы, почвы те же, но уже несколько заболочены.—Ельники-долгомошники, *Piceeta polytrichosa*.

III. Рельеф равнинный или представляет собою дно котловин, места не дренированы, почвы заболочены.—Сфагновые ельники, *Piceeta sphagnosa*.

IV. Дно логов или вообще пониженные места с заболоченными почвами, но с проточной водой.—Травяные ельники, *Piceeta herbosa*.

V. Места с богатыми, хорошо дренированными почвами, большею частью с близким залеганием известняков.—Кустарные ельники, *Piceeta fruticosa*.

Каждая из этих групп слагается из ряда ассоциаций. Благодаря еще недостаточной изученности еловых лесов, дать полный перечень этих ассоциаций в настоящее время вообще невозможно. Я приведу лишь в качестве примеров главнейшие, более изученные ассоциации средней полосы еловой области Европейской части Союза, не давая, однако, здесь подробной характеристики, а указывая лишь некоторые, более типичные их отличительные черты.

I. Ельники-зеленомошники. *Piceeta hylacomiosa*.

Ельники с покровом из блестящих мхов. Они характеризуются первым ярусом из одной ели, лишь иногда с небольшой примесью мягких лиственных пород (сосны и березы), отсутствием особого второго яруса, отсутствием сколько-нибудь значительно развитого подлеска, не густым и небогатым представителями травяным покровом, но из характерных форм и мощным и сплошным покровом из так называемых блестящих мхов. Они занимают, в общем, не очень богатые, но свежие или влажные почвы. Однако, все же наблюдается в этих пределах известное разнообразие почв. В одних случаях можем иметь просто влажный песок, в других — влажный суглинок, в третьих — более сухую супесь. Ель, будучи сильным фитосоциальным растением, произрастая успешно при этих различных почвах, настолько сама нивелирует прочие условия, что создаются во всех этих случаях довольно близкие по характеру ассоциации. Второй ярус отсутствует. Подлеска или вовсе нет, или он представлен редкими кустами. Травяной покров обычно не сплошной, а развит латками и куртинами, то состоящими лишь из одного вида, то из смеси нескольких, в видовом отношении вообще не богатый.

Если травяной покров ельников-зеленомошников не отличается значительной густотой, то, напротив, моховой покров обычно бывает совершенно сплошной, состоя, главным образом, из следующих представителей: *Hylocomium proliferum*, *Pleurozium Schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium Crista castrensis*, *Dicranum undulatum*, *D. scorarium* и др.

Вообще, можно видеть, что ельники этой группы по общему строю весьма выдержаны, и как экология растительности, так и вся организация находятся в строгом соответствии с экологией ели. Ель в данном случае в полном смысле слова может быть названа создателем, строителем („эдификатором“) этих типов. Она очень сильно воздействует на условия местобитания как на почву, так и на атмосферу под своим пологом, а тем самым и влияет на видовой состав и экологию остальных членов образуемых ею сообществ. Но при известном общем однообразии этой группы, все же она, на основании, с одной стороны, состава травяного и мохового покрова, с другой стороны, характера роста ели, а отчасти и участия, хотя и слабого, других пород в древостое, может быть расчленена на отдельные ассоциации, состоящие в тесной связи с почвенными условиями, среди которых на первое место должно поставить условия увлажнения и связанные с ними условия аэрации почвы или, точнее выражаясь, условия проникновения кислорода в почву, а на второе—богатство или бедность почвы питательными веществами.

Различные, относящиеся к этой группе, ассоциации могут быть охарактеризованы, с одной стороны, ходом роста и запасом в известном возрасте древостоя, с другой—характером травяного и мохового покрова, но в пределах лишь известного естественно-исторического района, так как сообщества, характеризующиеся даже—допустим—преобладанием кислички, *Oxalis Acetosella*, но в разных естественно-исторических районах, будут отличаться разным ходом роста и запасами, а также частично и другим составом второстепенной растительности. В этом случае можно говорить о наличии определенных географически-взаимно-замещающих ассоциаций. Главнейшие ассоциации, относящиеся к этой группе, будут следующие:

а) Ельник-кисличник, *Piceetum oxalidosum*. Характерно значительное участие в покрове *Oxalis Acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Circaea alpina* и др. Занимает обычно лучшие, хорошо дренированные почвы. Древостой высокий, полндревесный, высоко очищается от сучьев. Из мхов в покрове часто преобладают *Rhytidiadelphus triquetrus*, но обильны также *Pleurozium Schreberi*, реже *Hylocomium proliferum* и др.

б) Ельник-черничник, *Piceetum myrtillosum*. Характеризуется преобладанием в покрове черники и отсут-

ствием или слабым распространением *Oxalis Acetosella* и др. показателей лучших почв. Занимает более влажные почвы. Древостой ниже и дает меньшие запасы. Из мхов чаще всего *Hylocomium proliferum*, реже *Pleurozium Schreberi*, *Ptilium crista castrensis* и др.

Эта ассоциация очень распространена по более ровным местам на севере и северо-западе России.

в) Ельник-брусничник. *Piceetum vaccinosum*. Эта, еще мало изученная, ассоциация, как показали исследования А. П. Шенникова, является местами на севере довольно сильно распространенной. Она приурочена к несколько более сухим и бедным, часто более песчаным почвам, чем ассоциация *Piceetum oxalidosum*. Древостой хуже ростом и меньше дает запаса. В ассоциации чаще наблюдается, но все же небольшая в естественных условиях, примесь сосны. Второй ярус и подросток отсутствуют. В покрове преобладает брусника, *Vaccinium Vitis idaea*, кисличка же и майник мало распространены или вовсе отсутствуют. В моховом ковре преобладает *Hylocomium proliferum*.

II. Ельники-долгомошники. *Piceeta polytrichosa*.

Они характеризуются первым ярусом из ели, к которой примешана в большей или меньшей степени береза. Второй ярус совершенно отсутствует. Подросток еще менее развит, чем в предыдущей группе ельников. Рост ели также гораздо хуже; деревья больших размеров не достигают, сбежисты, часто увешаны лишайником, седой бородой, *Usnea barbata*. Травяной покров значительно бледнее, как в отношении видовом, так и по числу особей. Зато чрезвычайно характерен мощный сплошной ковер из кукушкина льна, *Polytrichum commune*, в котором вязнут ноги. Они занимают, как правило, ровные, более пониженные местоположения с избыточно увлажненными суглинистыми и супесчаными, сильно оподзоленными почвами.

По сравнению с ельниками-зеленомошниками, здесь ель, как созидатель, строитель сообщества, несколько ослаблена, так как мощный покров из кукушкина льна в некотором отношении умалывает ее роль, беря часть ее на себя. Поэтому, хотя все же воздействие на среду ели здесь и велико, но несколько меньшие полноты и худшее развитие крон вызывают возможность развития здесь и не столь теневыносливых форм, а мощный покров из кукушкина льна влияет неблагоприятно на возобновление ели и на большинство представителей травяного покрова, свойственного этой группе ельников.

Ельники этой группы довольно однообразны и не дают такого разнообразия ассоциаций, как первая группа; они очень

широко распространены по всему северу. Типичным представителем этой группы будет:

Ельник-долгомошник, *Piceetum polytrichosum*, к характеристике которого относится все сказанное для всей этой группы.

III. Сфагновые ельники. *Piceeta sphagnosa*.

Общими чертами ассоциаций этой группы являются весьма угнетенный рост ели, которая почти не дает строевого материала, малые полноты первого яруса, примесь, подчас значительная, березы, а иногда сосны или черной ольхи, значительное участие в моховом покрове сфагнума, иногда до почти полного вытеснения всех остальных мхов, и произрастание на очень сырых почвах, часто с значительным торфянистым горизонтом.

Если в предыдущей главе роль создателя сообщества оспаривается у ели кукушкиным льном, то здесь в этом отношении с елью конкурирует и притом успешно сфагнум. Ель уже не оказывает на среду значительного влияния, она больше сама в ее власти, среда же в значительной части есть создание сфагнового ковра. Поэтому в травяном покрове участие обычных представителей елового леса сведено до минимума, напротив, преобладают болотные растения.

В зависимости от степени заболоченности, от того, имеется ли более стоячая или более проточная вода, от мощности торфянистого слоя, от степени минерализованности воды возникают и различные ассоциации, отличающиеся как характером роста ели, так и примесью к ней других пород.

К этой группе может быть отнесено значительное количество ассоциаций, до настоящего времени, однако, весьма недостаточно описанных. Для примера можно указать на следующие:

а) Типичный сфагновый ельник, *Piceetum sphagnosum*. Обычно эта ассоциация представляет собою дальнейшую стадию заболачивания *Piceetum polytrichosum*. Занимает она пониженные, большей частью ровные, с застаивающейся или медленно проточной водой, с более или менее значительным торфянистым слоем. При дальнейшем процессе заболачивания, по мере утолщения сфагнового торфа, ель начинает вытесняться сосною, поэтому в этом типе иногда заметна то большая, то меньшая примесь сосны. Рост ели обычно крайне угнетен и сама она недолговечна. Второй ярус и подлесок отсутствуют, реже в более северных частях карликовая береза, *Betula nana*. В травянистом покрове, наряду с остатками от покрова, собственного *Piceeta polytrichosa*, встречаем уже представителей сфагнового болота.

В моховом ковре чаще один сфагнум, реже к нему примешиваются, по преимуществу на кочках, кукушкин лен или *Pleurozium Schreberi*.

Эта ассоциация, повидимому, распространена по преимуществу в северо-западной России и частью в северной, не идя, однако, на северо-восток.

б) Осоко-сфагновый ельник, *Piceetum caricoso-sphagnosum*. Заболоченные ельники с разнообразным травяным покровом, в котором, большей частью, преобладают виды осок, *Carex*. Эта ассоциация занимает низкие, ровные или котловинные положения с всегда кочковатой поверхностью, с ямами, наполненными водой между кочками. Вода очень медленно текущая или почти стоячая. Древостой из редкой, низкой сбегистой, сильно фаутной ели с примесью березы и часто сосны. Подлесок редкий, чаще других встречаются *Rhamnus Frangula*, *Alnus incana* и *Ribes nigrum*. Травяной покров пестрый, из смеси представителей елового леса на кочках и разных болотных растений. Моховой покров обычно не сплошной, по кочкам из сфагнума, кукушкина льна и реже *Pleurozium Schreberi*. Эта ассоциация довольно значительно распространена на севере и большею частью называется „согрой“.

IV. Травяные ельники. *Piceeta herbosa*.

Ельники с густым, высоким травяным покровом. Характерными чертами этих ельников в типичном виде является приуроченность их к дну долин небольших речек и ручьев, в виде узких полос с богатой сырой, даже мокрой, почвой, весной затопляемой полыми водами, но обязательно с проточной водой. Древостой не густой, из ели с примесью березы. Подлесок развит довольно хорошо. Травяной покров густой, высокий и пышный. Напротив, моховой покров слабо развит. Эта группа вообще довольно разнообразна, но еще очень мало изучена.

Представителями этой группы ассоциаций могут быть названы:

а) Приручьевой ельник, *Piceetum fontinale*. Эта ассоциация, значительно распространенная по долинам мелких речек, ручьев и ключей, где часто между деревьями открыто или под прикрытием густых зарослей трав, реже ковров мхов, журчит холодная вода, характеризуется следующими чертами (см. также и характеристику, данную для всей группы). Ель достигает больших размеров, сильно растет, с сильно сбегистыми стволами, но дает крупнослойную тяжелую древесину. Второй ярус отсутствует. Подлесок развит довольно сильно.

Травяной покров мощный, густой, высокий и очень разнообразный, в видовом отношении очень богатый. Моховой ковер, как правило, не развит значительно, но по кочкам находятся

обычно мхи еловых лесов, а также кукушкин лен и редко сфагнум. Степень развития мохового ковра, впрочем, значительно варьирует.

б) Травяно-сфагновый ельник, *Piceetum sphagno-herbosum*. Эта ассоциация характеризуется гораздо более плохим ростом ели, которая здесь дает уже мелкослойную древесину красного цвета, редко достигая пиловочных размеров. Подлесок более редкий и бедный в видовом составе (чаще серая ольха), также и травяной покров, в котором меньше крупнотравья. Большую роль играют папоротники и представители обычного елового леса. Моховой покров гуще и в нем значительно большую роль играют сфагнумы. Появление этого типа связано с меньшей проточностью воды, меньшим обогащением почвы и вообще несколько более бедными почвами.

V. Кустарничные ельники. *Piceeta fruticosa*.

Эта группа ассоциаций характеризуется хорошим ростом ели, участием в составе сообществ широколиственных пород; они то входят в состав первого яруса, то остаются лишь во втором ярусе или в подлеске. Затем весьма характерен густой и разнообразный подлесок. Травяной покров умеренно развит, часто с участием представителей, свойственных широколиственным породам. Моховой ковер большей частью не толстый и не сплошной. Почвы в ассоциациях этой группы свежие или даже суховатые, всегда достаточно богатые.

Эти ассоциации характерны для более южной части еловой области, в которой они довольно значительно распространены.

В зависимости от большего или меньшего богатства почвы и ее влажности варьирует степень участия в сообществе других пород, а также степень развития и состава подлеска и травяного и мохового ковров, а также и хода роста ели. Это дает основу для различия ассоциаций, относящихся к этой группе. Однако, дело будущего дать их полный перечень.

В качестве примера назову следующие:

а) Липовый ельник, *Piceetum tiliosum*. В области распространения липы последняя, как теневыносливая порода, иногда в виде единичных кустов входит в ельники даже из группы *P. hylacomiosa*. Но на более лучших почвах она образует густой низкий ярус, в который входит еще значительное число кустарников. Ель обычно растет в таких случаях очень хорошо, но всегда наблюдается некоторая примесь осины и березы, а в области распространения пихты и эта порода может встретиться.

Второй подъярус древостоя сколько-нибудь заметно не развит. Травяной покров средней густоты или довольно густой. Наряду с обычными еловыми представителями встречаются представители дубовых и вообще широколиственных лесов. Моховой ковер слабо развит или вообще отсутствует. Эта ассоциация значительно варьирует и при детальном изучении ее, вероятно, придется расчленить на несколько отдельных ассоциаций.

б) Дубовый ельник, *Piceetum quercetosum*. Ельник с участием дуба и широколиственных пород. Эта ассоциация связана с дальнейшим улучшением почвы, а вместе с тем и усложнением ассоциации. Обычно она развивается на наиболее богатых почвах, часто подстилаемых известняками или мергелями. Ель весьма быстро растет, достигая очень больших высот. Вместе с нею в одном ярусе, как примесь, находят дуб, а часто липу, клен, ясень, вяз. Попадаетя сосна, береза, осина. Подлесок так же богат, а иногда и богаче, чем в предыдущем типе; состоит он из тех же форм. Особенно часто пышно развивается бересклет бородавчатый, *Euonymus verrucosa*.

В травяном покрове, обычно более редком, но по составу близком к покрову предыдущей ассоциации, преобладают уже формы, свойственные широколиственным лесам, оттесняя представителей еловых лесов. Моховой покров или отсутствует вовсе, или слабо развит, главным образом из *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Эта ассоциация отличается значительной изменчивостью и, несомненно, при более детальном изучении должна также быть расчленена на целый ряд особых ассоциаций. Она, главным образом, развита в более южной части лесной области, ближе к лесостепи, заходя вглубь лесной области лишь редко, по местам, где ближе подходят к почвам известняки. При указанной изменчивости этой ассоциации в некоторых случаях она приближается уже к широколиственному лесу, где начинает преобладать уже дуб и сопутствующие ему породы, в других—она приближается к предыдущей ассоциации. Вмешательство человека или повреждение ели короедами очень легко изменяет в этой ассоциации соотношение пород хвойных и лиственных, давая перевес последним.

Рассматривая эти ассоциации, образуемые елью, мы видим, что ассоциации, объединенные нами в группу *P. hyloscotosa*, представляют такие сообщества, где взаимоотношения между составляющими ассоциации элементами отличаются особенной выработанностью. То, что ель, как сильный социально

вид, оказывает большое влияние на остальную растительность, еще само по себе не могло бы говорить за выработанность в фитосоциальном отношении этих ассоциаций, но то, что остальная растительность этих ельников чрезвычайно резко приспособилась к ели, что это приспособление могло осуществиться только при сохранении общих условий этих ассоциаций в течение весьма длительного времени, наконец, то, что ель сама приспособилась к этим условиям (благоприятное влияние на возобновление ели ковра из перечисленных мхов), все это говорит в пользу признания наиболее устойчивой, как бы основной группой еловых ассоциаций именно этой группы.

Из ассоциаций, относящихся к этой группе, безусловно в этом отношении на первое место приходится поставить *P. oxalidosum* и *P. myrtillosum*. Обе эти ассоциации, в общем морфологически близкие между собою, повидимому, и генетически близки. Выработка в течение тысячелетий социальных связей шла у них сообща. Однако, все же ассоциация *P. myrtillosum* начинает собою ряд ассоциаций, который отходит от *P. oxalidosum* и, проходя далее через *P. polytrichosum*, приводит к уничтожению елового леса, ряд, который связан с прогрессивным ходом заболачивания, т.-е. по существу с избытком влаги и недостатком кислорода в почве, кончающийся в ассоциации *P. sphagnosum*, за которой следует уже смена ели сосною, а далее смена леса болотом.

Этот процесс смены ассоциаций при заболачивании мы наблюдаем в еловых лесах вне мест, где имеет место обогащение почвы ключами и полыми водами разливов мелких речек и ручьев, столь обильно орошающих леса нашего севера. В лесах этих мест мы видим, что наиболее сложным и в то же время наилучшим по росту ели является приручьевой ельник, *P. fontinale*. В дальнейшем развитии этой ассоциации возможны два случая. В первом, по мере выработки рекою своей долины и углубления русла, местность осушается и эта ассоциация в будущем может перейти в ассоциацию группы *P. hylacomiosa*. В другом—при этом же процессе, но и при плохом дренаже—идет накопление торфянистых отложений и верхние слои почвы становятся с каждым годом все в более худшие условия питания ключевыми и поемными водами. Это вызывает обеднение травяного покрова, большее развитие мхов и ухудшение роста ели, в результате чего ассоциация *P. fontinale* сменяется *P. sphagnoso-herbosum*, которая может в дальнейшем привести к *P. caricoso-sphagnosum* („согра“), в естественном ходе развития которой получим опять-таки сфагновое болото с корявой сосной. Таким образом мы и в этом втором случае имеем ряд смен, аналогичный вышеприведенному ряду. Оба ряда,

в конце-концов приводят к одному и тому же, к гибели елового леса и смене его моховым болотом. В обоих случаях процесс, в зависимости от сопутствующих внешних условий, может идти то быстрее, то медленнее, задерживаясь на известных стадиях, а иногда останавливаясь на некоторых из них.

Перейдем к рассмотрению взаимоотношений в группе *P. fruticosa*.

Так как обе относящиеся сюда ассоциации тесно связаны друг с другом и между ними граница может быть проведена чисто искусственно и так как эта группа ассоциаций характеризуется наличием в ельниках широколиственных пород, то выяснение взаимоотношений между этими ассоциациями, а также между ними и другими *Piceeta* сводится к выяснению отношений между собою ели и этих широколиственных пород, между которыми основное положение занимает дуб.

Сопоставляя все то, что было написано выше по этому вопросу, приходится признать, что происходит смена дуба с его спутниками елью, что ассоциации группы *P. fruticosa* есть лишь стадии этой смены, что дальнейшим шагом в этой смене будет, в связи с дальнейшим объединением почвы, выпадение и липы с остальными формами дубового леса, объединение травяной флоры и развитие сплошного мохового покрова, т.-е. образование ассоциации *P. oxalidosum*, которая как бы завершает всю эту смену.

Из данных выше характеристик ассоциаций елового леса ясно, что основной группой ассоциаций, в которой наиболее полно, как бы концентрированно, выражены все наиболее важные особенности елового леса, будет группа *P. hylocomiosa*. Остальные же группы уже заключают или ассоциации, возникшие при избыточном увлажнении, не характерном для обычного существования ели, или ассоциации, развившиеся под влиянием таких условий, кои близки к условиям произрастания широколиственных лесов, а следовательно, для ели также не характерны. Мы видим как бы три основных ряда, берущих начало в группе *P. hylocomiosa*. Один связан главным образом с возникновением избыточного увлажнения при условии застаивания воды, т.-е. ухудшения снабжения корней кислородом, притом без улучшения минерального питания, напротив, большею частью с его ухудшением—это ряд *P. hylocomiosa*—*P. polytrichosa*—*P. sphagnosa*. Второй ряд связан также с возникновением избыточного увлажнения, но при проточной воде и, следовательно, при достаточном снабжении кислородом корней и при не ухудшающемся, а иногда и при улучшающемся минеральном режиме минерального питания—это ряд *P. hylocomiosa*—*P. herbosa*. Третий ряд связан с улучшением минерального пи-

тания без значительного изменения водного режима местообитания или, что чаще, с некоторым увеличением сухости и, следовательно, без ухудшения или даже с улучшением снабжения корней кислородом—это ряд *P. hylacomiosa*—*P. fruticosa*. Таким образом, эти ряды связаны с изменением условий среды и являются выражением их изменения. Но так как комбинация разных энтопических условий может привести к одинаковым условиям среды, т.-е. создать одинаковые или близкие режимы воздушного, водного и минерального питания, то эти ряды не могут быть непосредственно сопоставляемы с изменением энтопических условий, а лишь с изменением именно условий среды. Здесь особенно важно проводить различие между этими двумя категориями условий местообитания.

Так как в пределах ограниченной географической области условия среды определяются комбинацией эдафических факторов, то с этой точки зрения эти ряды могут быть названы эдафическо-фитосоциальными рядами.

Однако, если мы будем просматривать любую из намеченных нами ассоциаций на значительной территории, то мы заметим, что, по мере расширения географической области, ассоциация не остается тождественной. В соответствии с изменением климата она может начать изменяться. В одних случаях эти изменения могут быть незначительны, и мы можем говорить о географическом варианте ассоциации, или географической субассоциации. В других случаях эти изменения будут так значительны, что приходится говорить уже о появлении новой ассоциации, климатически замещающей первую. Так, напр., хотя бы асс. *Piceetum myrtillosum* даже в пределах одной Европейской части СССР, несомненно, не однородна и при ближайшем изучении будет расчленена на несколько климатически (географически) замещающих ассоциаций и субассоциаций. Так как вопрос о климатически замещающих ассоциациях совершенно не разработан, то я их не могу здесь привести, но нужно помнить, что мною названные ассоциации ельников, по существу, представляют собою объединения всех однородных климатически замещающих ассоциаций и субассоциаций¹⁾.

Таким образом намечаются ряды двух категорий:

1. Эдафическо-фитосоциальные ряды, связанные с изменением условий среды в пределах определенной области.

¹⁾ Вопрос о климатически замещающих ассоциациях наиболее разработан в статьях Б. Н. Городкова (Gorodkov, В. „Sur la nomenclature des associations végétales“ „Изв. Ак. Наук.“ 1926. 13—14) и В. Б. Сочава. Ботанический очерк лесов полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. „Тр. Бот. Музея Ак. Наук.“ XXI. 1927.

2. Географическо-фитосоциальные ряды, или, точнее выражаясь, климатическо-фитосоциальные ряды.

Каждый из таких рядов будет представлять собою ряд взаимно замещающих ассоциаций.

Этого рода ряды надо отличать от так называемых экологических рядов. Экологический ряд (в смысле Б. А. Келлера) есть конкретный ряд последовательно сменяющихся сообществ в связи с изменением условий существования, при чем эти сообщества пространственно примыкают друг к другу. Фитосоциальный же ряд представляет собою расположение нами ассоциаций в известной последовательности, согласно изменения определенного фактора среды, являющегося определяющим этот ряд. Сообщества этих ассоциаций в пространстве могут и не прилегать друг к другу. Как ассоциация по сравнению с сообществом есть более отвлеченное понятие, так и фитосоциальный ряд ассоциаций будет отвлеченное понятие, а экологически ряд Келлера—конкретное.

Как сказано было выше, в настоящее время трудно дать сколько-нибудь полный перечень слагающих ряды ассоциаций уже в силу того, что вообще еловые леса с фитосоциологической точки зрения очень мало изучены. Выше приведены лишь примеры, иллюстрирующие эти общие положения. Но желательно, чтобы эти руководящие идеи были путеводной нитью при дальнейшем изучении еловых лесов. Тогда установление новых, хотя бы и в значительном числе, ассоциаций ельников или раздробление старых даже при наличии неизбежной субъективности в их объеме и разграничениях, не приведет к путанице, отдельные ассоциации будут ложиться в определенную систему.

В каждой из рассмотренных групп ассоциаций есть одна, как бы стержневая ассоциация, в которой свойства группы представлены наиболее типично. К ней примыкают ассоциации, связанные с условиями существования, обычно уже изменяющимися в направлении сближения этих условий с условиями другой группы. Это влечет за собою и сближение строения ассоциации данной группы с строением ассоциации другой группы.

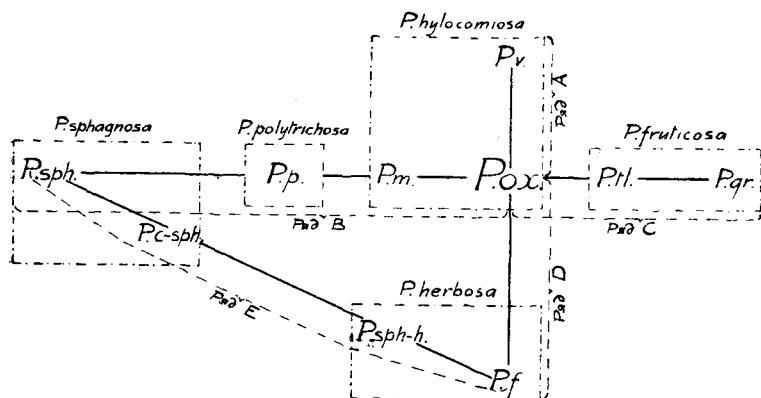
В основной группе *P. hylacomiosa* стержневой ассоциацией является *P. oxalidosum*. Эта ассоциация осуществляет в себе наиболее полно вообще еловый лес. Здесь роль ели, как создателя-эдификатора ассоциации наиболее сильно выражена. В пределах этой группы ассоциаций мы видим, что ряд идет через *P. myrtillosum* в сторону некоторого большего увлажнения и ухудшения снабжения кислородом, т.е. в сторону *P. polytichosum*.

Но вместе с тем намечается ряд и в сторону некоторого осушения почвы без улучшения ее минерального состава, даже, напротив, некоторого обеднения ее. Ближайшим представителем этого ряда будет *P. vacciniosum*, где уже роль ели, как эдификатора, также несколько уже ослаблена и ель уже хуже себя чувствует. Дальнейший шаг в сторону высыхания и отчасти обеднения почвы должен повлечь за собою еще большее ослабление роли ели. Однако, в настоящее время этот ряд очень мало изучен. Можно предполагать, что следующим звеном будет уже тот случай, когда в напочвенном покрове мхи заменяются лишайниками. В равнинной части северной половины Европейской части СССР мы сейчас не знаем таких ельников, где бы был развит лишайниковый покров, да в наших условиях его и трудно представить. Однако, на северном Урале В. Б. Сочава (см. вышецитированную работу) обнаружил ельники, но, правда, очень изреженные, с покровом из *Cladonia* и др. лишайников, т.-е. ассоциацию, которую можно назвать *Piceetum cladinosum*. Но здесь лес так редок, что уже можно сомневаться, имеем ли мы здесь лес в обычном смысле. Во всяком случае, ясно, что здесь ель роли эдификатора почти вовсе не играет. В наших же условиях обычно на более сухих и бедных почвах мы уже имеем лишайниковый сосняк *Pinetum cladinosum*, т.-е. опять-таки ель сходит на нет и мы, выходя за пределы *Piceeta hylacomiosa*, в то же время выходим из ельников вообще. Будет ли *Piceetum cladinosum* Сочавы замещающей климатически ассоциацией для *P. vacciniosum*, мы еще не знаем. Во всяком случае, ее нельзя рассматривать, как стоящую в продолжении ряда *P. oxalidosum*—*P. vacciniosum*. Следующим звеном в этом ряду будет у нас уже сосняк, *Pinetum cladinosum*.

В третьей группе стержневой ассоциацией будет *P. sphagnosum*, от которой отходит в сторону сближения с *P. herbosa*, ассоциация *P. caricoso-sphagnosum*. Эта ассоциация уже находится в эдафически-фитосоциальном ряду, связанном с улучшением снабжения корней кислородом, как результат не столь полной стоячести воды.

Напротив, в четвертой группе, несомненно, стержневой ассоциацией является *P. fontinale*. Ассоциация же *P. sphagneto-herbosum* находится в ряду ухудшения снабжения корней кислородом, т.-е. меньшей проточности воды. Таким образом, по существу, мы в пределах последних двух групп имеем такой ряд: *P. sphagnosum*—*P. caricoso-sphagnosum*—*P. sphagnoso-herbosum*—*P. fontinale*, связанный с усилением проточности, где крайние члены фитосоциологически очень резко отличаются, два же промежуточных являются связующими их. Разграничение этих двух групп посредине между двумя внутренними их членами является, конечно, в известной степени условным.

Наконец, стержневой ассоциацией в пятой группе является *P. tiliosum*, а *P. quercetosum* — помещается в ряду, связанном с улучшением минерального режима и далее приводящем к широколиственным лесам. Указанные фитосоциальные ряды ельников, опуская климатическо-фитосоциальные замещающие ассоциации, т.е. ограничиваясь эдафическо-фитосоциальными рядами, можно представить в виде следующей схемы:



Фиг. 48. Схема эдафическо-фитосоциальных рядов ельников (Piceeta).

P. ox. — Ельник-кисличник, *P. oxalidosum*. *P. m.* — Ельник-черничник, *P. myrtiliosum*. *P. v.* — Ельник-брусничник, *P. vaccinosum*. *P. p.* — Ельник-долгомошник, *P. polytrichosum*. *P. sph.* — Сфагновый ельник, *P. sphagnosum*. *P. c.-sph.* — Осоково-сфагновый ельник, *P. caricoso-sphagnosum*. *P. tl.* — Липовый ельник, *P. tiliosum*. *P. q.* — Дубовый ельник, *P. quercetosum*. *P. f.* — Приручевой ельник, *P. fontinale*. *P. sph-h.* — Сфагново-травяной ельник, *P. sphagnoso-herbosum*.

Рассматривая основные два общих ряда, один горизонтальный, другой вертикальный, мы видим, что в первом ряду ухудшение условий существования идет справа налево на всем протяжении. В вертикальном ряду ухудшение условий существования идет снизу вверх. Если принять во внимание и остальной ряд (E), где ухудшение условий существования идет от *P. f.* к *P. sph.*, то вся схема хорошо нам иллюстрирует также последовательные изменения производительности еловых лесов.

Изучая далее эти ряды, мы видим, что они соответствуют не только экологическим и фитосоциальным связям ассоциаций, но и их экогенетическим. Именно, процессы смены ассоциаций ельников идут по направлению этих же рядов. Так, ряд С, связанный с изменением богатства почвы минеральными питательными веществами при отсутствии избыточного

увлажнения, по существу есть ряд смен от типов дубовых лесов к типичным ельникам, являющийся результатом обеднения почвы под влиянием же самих лесных сообществ и характеризующийся постепенным очищением ельников от элементов состава и строя чуждых им ассоциаций широколиственных лесов. Этот ряд приводит к выработке наиболее характерной ассоциации ельников, к *P. oxalidosum*.

Левый ряд (B), ведущий в сторону увеличения влаги при условии ее застойности, есть ряд заболачивания, т.е. последовательной смены ельников болотом. Если толчком к его возникновению служат обычно внешние факторы, то в дальнейшем весь его ход связан с изменением среды самими же растительными сообществами. Это воздействие их на среду и есть главная причина смен ассоциаций в этом ряду.

Средний ряд (D), берущий начало, напротив, в ассоциациях, связанных с избыточным увлажнением почвы, при условии проточности воды, есть ряд смен, вызываемых в основе изменением внешних факторов существования без сколько-нибудь значительного участия в этом процессе воздействия растительных сообществ на среду. В этом ряду, развивающемся параллельно выработке долины речки или ручья и углублению ими своего русла, а следовательно, и осушению дна долины, мы будем иметь смену ассоциации *P. fontinale* ассоциациями из группы *P. hylacomiosa*, а в конце-концов *P. oxalidosum*.

Если же жизнь ассоциации *P. fontinale* связана не с последовательным обсыханием почвы в ней, а с затруднением потока воды и постепенным накоплением торфяных отложений, то осуществляется нижний ряд (E), т.е. ряд смен от *P. fontinale* к *P. sphagnosa* и далее к болоту.

Таким образом, эти ряды являются также рядами направлений экогенетических смен. В каком отношении к ним стоят ряды филогенетических смен ельников, мы не знаем, так как филогения ельников нам совершенно неизвестна.

Географически взаимно замещающие ассоциации хотя нами не рассмотрены здесь по причине их почти полной неизученности, однако, они, по всей вероятности, должны представлять собою в то же время в известном смысле и генетические ряды, т.е. ряды смен ассоциаций, осуществляемые при изменении климата во времени, т.е. опять-таки, конечно, ряды экогенетических смен. Если бы мы захотели наглядно представить в выше-изображенной схеме соотношений ассоциаций и эти ряды, то наиболее удобно было бы провести их вверх и вниз от ассоциаций, изображенных на плоскости, т.е. расположить нашу схему в пространстве трех измерений.

Чем дальше отстоит ассоциация от ассоциации *P. oxalidosum* в каждом ряду, тем более ослаблена роль ели, как

эдификатора сообщества, зато более выдвигается значение других элементов сообщества, которые, по существу, являются чуждыми ассоциациям ельников. В ряду С такую роль выполняют широколиственные породы, в ряду В—сфагнум, а в ряду D—травяной покров. С усилением того свойства почвы, по которому установлен ряд, мы будем уже иметь ассоциации, где ель уже отсутствует и заменена новым эдификатором. Так, в ряду С таковой ассоциацией явится широколиственный лес с дубом и ему сопутствующими древесными породами, в ряду В—сфагновое болото с корявой низкорослой сосной, ассоциация, в которой эдификатором является сфагнум и в ряду травяное болото или ольшатник. Ряд А в этом отношении пока мало изучен, но здесь, нужно думать, такую же роль играет сосна.

Выше я указал, что в экогенетическом отношении ассоциации *P. herbosa* при известных условиях могут сменяться ассоциациями из группы *P. sphagnosa*. Однако, теоретически вполне мыслим переход *P. herbosa* в *P. fruticosa*, именно, когда мы имеем в ассоциациях *P. herbosa* обилие проточной влаги при очень богатой почве и, когда, после естественного осушения местности, под влиянием выработки долины реки почва остается столь же богатой. Однако, пока такие смены не описаны и связующих звеньев между этими ассоциациями в литературе не указано.

Наброшенная нами схема классификации еловых ассоциаций может быть рассматриваема, как первая попытка связать воедино фитосоциологические особенности еловых ассоциаций с условиями среды в виде одной системы. Несомненно, при дальнейшем изучении еловых ассоциаций она может потребовать изменений, но и сейчас эта система еловых ассоциаций дает нам наглядное представление, как об экологических, так и о фитосоциологических и даже экогенетических соотношениях между ними. Мало того, такая система дает нам возможность предвидеть в известных пределах и характер новых ассоциаций, которые еще неизвестны, не описаны, но могут быть открыты.

По такому примеру могут быть построены аналогичные системы рядов ассоциаций и других типов растительности.

Если нельзя считать установленными в настоящее время принципы классификаций ассоциаций, то еще менее сделано на этот счет по отношению к таксономическим единицам, стоящим выше ассоциаций. Можно предложить следующий восходящий ряд: группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности. Таким образом формация здесь понимается в более широком смысле, чем ассоциация. Если ассоциация соответствует понятию вида (*species*) в систематике

растений, то формация — роду (*genus*), а группа ассоциаций — подроду. В литературе, особенно до Брюссельского Конгресса, термин формация употреблялся в самых различных смыслах, то очень узком, в смысле, например, ассоциации, то очень широком, почти как тип растительности, то в смысле ряда сменяющихся во времени ассоциаций (Мосс).

В последнее время в западно-европейской литературе, см. особенно работы Браун-Бланке и Павияра (Braun-Blanquet и Ravillard), различают два ряда единиц в учении о растительном покрове, одни основываются на флористическом основании, другие на физиономическо-экологическом. Понятие формации у них попадает во второй ряд, тогда как понятие ассоциации в первый. Комплекс растений, объединяющий ряды с однородной экологией, а следовательно, и одноярусный, они называют объединением (*Verein, combinaison synécologique*). Комплекс же этих объединений с различной экологией, но имеющих более или менее общую физиономию и являющийся выражением условий местообитания они называют формацией. Однако, нужно заметить, что самое подразделение единиц растительности на указанные два ряда совершенно искусственно и не нужно. В представлении фитосоциолога видовой состав ассоциации неотделим как от экологического характера ее представителей, так и от условий местопроизрастания, т. е., вернее, от условий среды. Поэтому и формацию надо рассматривать не как эколого-физиономическое понятие, а также как фитосоциологическое, но более крупного объема, чем ассоциация. Все же объем формации в настоящее время понимается различно. Так, напр., Брокман-Ерош и Рюбель (1912), как формации, считают буковый лес (*Fagion silvaticae*), сосновые леса из обыкновенной сосны (*Rotföhrenwaldformation*), сфагновые болота (*Sphagnion*) и т. п. Дю Руэ (1921) подходит к объему и пониманию формации несколько иначе, напр., им называются, как формации, хвойный лес без травяного покрова (*Subnudo-aciculimagnolignosa*), хвойный лес с мелкими кустарниками (*Nano-aciculimagnolignosa*), луга (*Prata*), травяное болото (*Nudo-paludiherbosa*), сфагновое болото (*Sphagnosa*) и т. п. У нас в последнее время чаще формацию понимают в объеме Брокман-Ероша и Рюбеля, считая за формации, напр., сосновые, еловые, дубовые леса и т. д.

Итак, первая классификационная единица, которая объединяет растительные сообщества, однородные по всей фитосоциальной организации, будет ассоциация; она является основной единицей учения о растительных сообществах. Далее ассоциации объединяются в формации, формации — в типы растительности, которые, объединяясь, составляют всю растительность земного шара. Как промежуточные

объединения могут быть группы ассоциаций, группы и классы формаций, подтипы и т. п. Желательно при этом условиться понимать в определенных смыслах „растительность“ (Vegetation) и „флора“ (Flora), как на этом настаивал уже давно Н. И. Кузнецов, и как это принято в большинстве случаев в западноевропейской и американской литературах. Именно флора страны есть весь ее систематический состав, растительность же — совокупность ее сообществ (растительный покров).

В тесной связи с вопросом о таксономических единицах в фитосоциологии стоит вопрос об их номенклатуре. Сейчас общепринятой системы номенклатуры ассоциаций, их подразделений и группировок нет. Наиболее распространенным приемом обозначения ассоциаций является название их по господствующему в них растению, прибавляя к корню родового названия этого растения окончания — *etum*, напр: *Pinetum*, *Stipetum*, *Phragmitetum*, *Caricetum*, *Sphagnetum*. Но так как род может заключать несколько видов, то для точности к этому слову прибавляют видовое название растения в родительном падеже, напр.: *Pinetum silvestris*, *Stipetum capillatae*, *Phragmitetum communis*, *Caricetum acutae*, *Sphagnetum fuscii* и т. п. Этот старинный способ обозначения ассоциаций, ведущий свое начало еще от Скау и Гульта, употребляется в различных модификациях. Более распространено, особенно у нас, прибавление к родовому названию ассоциации еще видового, производного от какого-либо другого характерного растения ассоциации, напр., *Pinetum vaccinosum*, *Sphagnetum pinosum* и т. п. В. Л. Комаров (1927) допускает возможным несколько сокращать названия, напр., лес из белой березы называть *Balbetum* (т.-е. *B. alb.-etum*), из *Betula Ermani* — *Bermanetum* (т.-е. *B. Erman.-etum*). Если особенно характерно видовое название вида, являющегося эфидикатором ассоциации, то от него производят родовое название ассоциации, напр., осинник — *Tremuletum*, кедровник — *Sembretum*, ассоциация из *Carex curvula* — *Curvuletum* и т. п. Значительным отличием от этой номенклатуры является предложение Б. Н. Городкова, примененное и несколько измененное В. Б. Сочава (см. их вышецитир. на стр. 215 работы). Строго проводя понимание ассоциации, как географически ограниченной фитосоциологической единицы, они все географически замещающие однотипные ассоциации соединяют в понятие „объединенной ассоциации“, для названия которой употребляют сложное имя, название формации с определяющей приставкой впереди, напр.: объединенная ассоциация „лишайниковый бор“ будет *Cladopinnetum*, мшистый ельник — *Hypnopiccetum* и т. п. Второе название ассоциации дается по другому какому-либо характерному ее растению и

третье характеризует ее ареал, напр., *Hypnopicetum betulosum polariüralense*, *Cladopinnetum ledosum jugricum*.

Совершенно другой прием для обозначения ассоциаций применяет Упсальская школа фитосоциологов, а за нею В. В. Алексин и некоторые другие московские фитосоциологи. Они просто перечисляют растения, характерные для ассоциации, беря их из разных ярусов и соединяя чертой. Если же называются два или несколько растений одного яруса, то они соединяются знаком $+$. Напр., получают такие обозначения ассоциаций: асс. дуб—орешник — *Aegopodium Podagraria* $+$ *Carex pilosa*; асс. *Stipa Ioannis* $+$ *Trifolium montanum* $+$ *Echinops Ritro* $+$ *Jurinea mollis*; асс. *Festuca sulcata* $+$ *Filipendula hexapetala* $+$ *Trifolium montanum* $+$ *Salvia dumetorum* и т. п.

Собственно говоря, последний способ обозначения ассоциаций нельзя назвать номенклатурой. Здесь нет названия, а есть лишь краткий диагноз. Этот прием напоминает нам долинные названия растений. Название ассоциации должно рассматриваться, как чисто условное выражение, и хотя желательно, чтобы оно по возможности отмечало более наглядные ее черты, но требовать от него, чтобы оно заменило диагноз, совершенно нельзя. Не говоря уже о том, что такие обозначения из ряда названий растений очень громоздки. Поэтому надо предпочесть более распространенный ранее описанный прием. Добавление к нему слова, характеризующего его географическую область, как это предлагают Городков и Сочава, надо признать весьма удачным. В этом направлении высказалась и особая комиссия по номенклатуре лесных ассоциаций, работавшая в Ленинграде. Излишним только является введение в название ассоциации приставки, характеризующей объединенную ассоциацию. Это может быть указано особо, но название должно быть по возможности свободно от теоретических воззрений автора. Поэтому название ассоциации наиболее целесообразно слагать из следующих слов: первое — имя существительное, производное от определяющего ассоциацию вида (или господствующих видов), присоединяя к корню родового названия вида окончание — *etum*. Когда род растения включает несколько видов и из изложения не видно, о каком виде идет речь, то первое слово названия ассоциации может быть произведено от видового названия, определяющего растения, если это удобно, главным образом, когда видовое название растения имя существительное (напр., *Tremuletum*, *Sembretum* и т. п.), или же к первому слову прибавляется видовое название растения в родительном падеже. Второе слово названия ассоциации составляется по возможности по какому-либо вообще наглядному признаку ассоциации (напр., по другому характерному растению, по усло-

виям местообитания и т. п., напр.: *Pinetum vaccinosum*, *P. turfosum*, *Piceetum fontinale*, *Phragmitetum littorale*, *Nymphaeetum ceratophyllosum* и т. п. Но так как *Pinetum vaccinosum*, допустим, в Ленинградской губ. и на Урале будут неодинаковы и будут представлять собою по существу различные ассоциации, то желательно прибавлять третье название, характеризующее ареалы этих ассоциаций; так, в данном случае будем иметь две ассоциации: *Pinetum vaccinosum ingricum* и *P. v. uralense*. Таким образом желательно разработать тройные названия ассоциаций. Если же в пределах этих узкопонимаемых, географически определенных ассоциаций представляется необходимым сделать подразделения, напр., по эдафическим или другим признакам, то тогда это рассматривается, как субассоциация или вариант ассоциации и оно отмечается особым названием с прибавлением слова *var.* или *subass.*; напр., *Pinetum vaccinosum ingricum var. siccum* или *P. v. ingricum subassoc. ladogense* и т. п.

В отношении русских названий ассоциаций нежелательно пользоваться в научной литературе только местными народными названиями, как, напр., чернь, согра, парма, бузник, топь и т. п. Более целесообразно, чтобы русские названия были переводом латинских.

Указанные принципы номенклатуры были приняты упомянутой выше Ленинградской номенклатурной комиссией фитосоциологов. В дальнейшем, когда эти или иные правила номенклатуры ассоциации будут приняты окончательно для всеобщего употребления, необходимо будет считаться с раз уже данным названием и его без каких-либо особых причин не менять. Установленной же ассоциацию придется считать только тогда, когда дана ее подробная характеристика, приведен список составляющих ее растений с указанием степени их участия в сложении ассоциации, охарактеризованы возможно полно ее условия местообитания и дано ей название по принятым правилам.

Для выработки названий более крупных таксономических единиц в фитосоциологии пока очень мало сделано и на этом не будем останавливаться. Указания на этот счет можно найти в приведенных в конце книги работах Brockmann - Jerosch и Rübел, Braun-Blanquet и Pavillard, Du Rietz и др.

Все вышеизложенное приводит к тому, что растительная ассоциация представляет собою нечто целое, имеющее свои собственные свойства, которых нельзя найти в остальном мире, по крайней мере, в той же форме, живущее своей особой

жизнью, подчиненной особым законам. Поэтому та область знания, которая изучает эти законы, заслуживает отделения от других научных дисциплин. По аналогии с социологией, являющейся наукой, предметом которой будет общество людей, и задачей которой является изучение взаимодействий между членами общества и исследование видов и форм обобществления (Зиммель), нашу отрасль знания, изучающую также внутренние взаимодействия в растительных сообществах, их виды, формы, структуру и их генезис, называют теперь фитосоциологией. И подобно тому, как „социология“, в ее отношении к существующим наукам, есть новый метод, средство исследования, нужное для того, чтобы к явлениям всех этих областей подойти по новому пути (Зиммель), так точно относится и фитосоциология к другим отраслям ботаники. Она приводит к новой точке зрения, она на первый план выдвигает положение, что растение, растущее в природе, во всем своем существе определяется тем, что оно живет во взаимодействии с другими растениями, и понять это взаимодействие можно, только, принимая во внимание взаимоотношение с условиями существования.

И если В. Л. Комаров (1921) видит смысл эволюции организмов в создании аппарата, наиболее совершенно замедляющего энтропию, т.-е. такого аппарата, который наиболее успешно задерживал бы обесценивание энергии и удлинял бы весь цикл превращений, испытываемых данных количеством энергии с момента ее появления на земле в виде солнечного луча до исчезновения с земли при ночном лучеиспускании, то создание сообщества растений должно рассматриваться так же, как особый прием к достижению этого требования. И то сообщество, которое способно наиболее успешно выполнять эту задачу, т.-е. связывать энергию, получаемую от солнца, и использовать производительные силы данного местообитания, создавая возможно более прочные формы накопления энергии, должно рассматриваться, как более высоко стоящее. Задача фитосоциологии и состоит в том, чтобы возможно глубже выяснить весь механизм сообщества, направленный к осуществлению этого принципа.

Хотя выражения „общественная жизнь“, „сообщество“, „социальные явления в растительности“ уже свыше 100 лет употребляются иногда ботаниками, но, повидимому, более сознательно начал их употреблять лишь Коржинский, начиная с 1888 г., когда вышла первая часть его известного сочинения „Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении“. Особенно же ясно это определилось во II части этой его работы, вышедшей в 1891 г., где в конце мы читаем

следующую фразу: „но физико-географические условия еще не выполняют собой всей жизненной обстановки растений, еще остается целый мир социальных отношений к другим организмам“. Гораздо более определенно развил идею „фитосоциологии“ почти одновременно и независимо от него Пачоский в статье „Стадии развития флоры“. Называя эту отрасль знания „флорологией“ (от чего он, впрочем, сам потом отказался), он пишет: „флорология, как я ее понимаю, есть наука о генезисе, жизни, развитии и распространении растительных ассоциаций“. И далее: „флорология представляет нечто аналогичное социологии“.

Совершенно в современном смысле этого слова термин фитосоциология был употреблен И. К. Пачоским в 1896 г. в статье „Общественная жизнь растений“, напечатанная в польском журнале „Wszechswiat“. Впоследствии уже эту мысль ясно, но так же вполне самостоятельно высказал Крылов (1898) и он же так же независимо употребил выражение „фитосоциология“. Несмотря на это, дальнейшего теоретического обоснования фитосоциологии мы не находим у других авторов того времени. И лишь первое десятилетие нового века знаменуется возбуждением интереса к фитосоциологии. Идеи фитосоциологии наиболее рельефно выступают с этого времени в учении профессора Морозова о лесе, как растительном сообществе. Он в ряде своих работ не только проводит эти мысли, но, что особенно важно, конкретно показывает, что „древесные растения в лесу находятся не только под влиянием внешней физико-географической обстановки, но и под влиянием новой, ими же созданной и постоянно создаваемой обстановки—социальной среды“.

Термин „фитосоциология“ затем был снова, независимо от Крылова и Пачоского, выдвинут лишь в 1910 г. (см. мой доклад на съезде естествоиспыт. и врачей в Москве) и в первые годы вызвал ряд возражений. Однако, с того времени большинство русских ученых стали обычно употреблять этот термин. Правда, есть отдельные попытки и теперь еще заменить это выражение словами „синэкология“, „фитоценология“, но жизнь, можно сказать, уже узаконила слово „фитосоциология“. Этот термин оказался очень удобен и это привело к его почти общему употреблению, независимо от того, считает ли автор явления общественной жизни у растений аналогичными тем, которые имеют место в человеческом обществе, или нет.

За границей „фитосоциология“, как самостоятельный отдел ботаники, с полной ясностью стала трактоваться лишь с 1917 г., когда, независимо от русских, стали иностранные авторы употреблять выражение: „Pflanzensoziologie“. „Phytosoziologie“, „Sociologie végétale“, „Plant sociology“. В настоящее

время на Западе и в Америке эти выражения сделались общеупотребительными ¹⁾).

В настоящее время, можно думать, фитосоциология встала на твердую почву. Ее обособление и выделение в самостоятельную часть ботаники имеет следствием более точную постановку ее задач и уяснение ее методов, что, без сомнения, привлечет новых адептов к этой молодой отрасли знания, а вместе с тем и поведет к открытию новых заманчивых горизонтов, о которых мы сейчас не можем и гадать.

¹⁾ Вопрос о том, где впервые возникла „фитосоциология“, в России или за границей, имеет уже свою историю. См. статьи: Алексин В. В. Wann und wo ist die Phytosoziologie entstanden“. Bot. Notiser. 1924. Du Riez, E. „Zur Klärung historisch-pflanzensoziologischer Streitfragen“ (Там же, 1925). J. Paczoski. „Einige historische Angaben aus dem Gebiet der Phytosoziologie“ (Там же, 1925).

ЛИТЕРАТУРА.

(Приводятся только работы, затрагивающие вопросы, имеющие теоретическое или методологическое значение. На некоторые более частные работы сделаны ссылки в тексте).

Аболин, Р. Опыт эпигенетической классификации болот. Журнал „Болотоведение“. 1914.

Алехин, В. В. Что такое растительное сообщество. Москва, 1924. Изд. Сабашниковых.

Алехин, В. В. Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. Bull. d. l. Soc. des. natural. de Moscou. 1925.

Алехин, В. В. Основные термины в учении о растительных сообществах. „Вестн. Моск. Гор. Акад.“ 1922.

Алехин, В. В., В. С. Доктуровский, А. Е. Жадовский и А. П. Ильинский. Методика гео-ботанических исследований. Сборник статей. Изд. „Пучина“, Москва. 1925 г. (Содержит изложение методов описания сообществ, принятых в Западной Европе).

Алехин, В. В. и Сырейщиков, Д. П. Методика полевых ботанических исследований. Изд. Госуд. Тимир. Научн.-Иссл. Инст. 1926.

Вагнер, В. А. Социология в ботанике (Фитосоциология). Журнал „Природа“. Сент. 1912.

Варминг, Е. Ойкологическая география растений. Перев. М. Голенкина и В. Арнольди. 1901. То же в переводе А. Генкеля, под назв. „Распределение растений“. Изд. Брокгауза-Ефрона. 1903. (Очень важное сочинение по изучению растительных сообществ).

Вильямс, В. Р. Почвоведение. I—IV. Москва. 1914—1920.

Вильямс, В. Р. Общее земледелие. II. Естественно исторические основы луговодства. М. 1922.

Высоцкий, Г. Н. „Ергеня“. Тр. Бюро по прикл. ботанике. 8. 1915. № 10.

Высоцкий, Г. Н. Покрововедение. Записки Белорусс. Госуд. Института С. и Лесн. хоз. 4. 1922.

Гордягин, А. Я. Растительность Татарской республики. Геогр. опис. Татарск. Респ. Гл. VI. 1922.

Гордягин, А. Материалы для познания почвы и растительности Западной Сибири. Тр. Казанск. Общ. Естеств. XXXIV. 1901.

Гребнер, П. География растений. Перевод с дополнениями М. Голенкина. 1914. (Есть главы, посвященные растительным сообществам).

Дильс. География растений. Прилож. к Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1916.

Еленкин, А. А. Закон подвижного равновесия в сожительстве и сообществах растений. Изв. Гл. Бот. сада. XX, вып. 1. 1921.

Ильинский, А. П. Опыт формулировки подвижного равновесия в сообществах растений. Изв. Гл. Бот. сада. XX, вып. 2. 1921.

Ильинский, А. П. Методы стационарных наблюдений при исследовании лугов. Матер. по организ. и культ. кормов. площади. Вып. 12. 1915.

Келлер, Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. I. Воронеж. 1923.

Коржинский, С. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Евр. России. 2 части. Тр. Общ. Естеств. Казанск. Унив. 1888 и 1891.

Крылов, П. Н. Очерк растительности Томской губ. Научные очерки Томского края. Томск. 1898.

Крылов, П. Н. Задачи и методы фитогеографических исследований и отношение их к фитосоциологии и фитовкологии. Изв. Том. Унив. 72. 1922.

Любименко, В. Н. Индивидуум и общество в растительном мире. 1923. Изд. Сабашниковых.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. 3-е изд. Ленинград. 1925.

Ногтев, В. П. О некоторых очередных вопросах фитосоциологии в применении к изучению поемных лугов. Сб. „Произв. силы Нижегород. губ.“ 1927.

Пачоский, И. Стадии развития флоры. „Вестник Естественная“. 1891. № 8.

Пачоский, И. Очерк флоры окрестностей г. Переяслава, Полтавской губ. Записки Киевск. Общ. Естеств. XIII, вып. 1. 1893.

Пачоский, И. Основы фитосоциологии. Херсон. 1921. (Очень важная работа).

Пачоский, И. Современные задачи изучения растительного покрова. „Зап. Общ. Сельск. Хоз. Южной России“. 1910.

Пачоский, И. Описание растительности Херсонской губ. I. Леса. 1915. II. Степи. 1916.

Пачоский, И. Социальный принцип в растительном царстве. Журн. Русск. Бот. Общ. 10. 1925. 1—2.

Программы для ботанико-географических исследований. Изд. Ботанико-Географ. Подкомиссии при Почвенн. Комиссии Вольн. Экон. Общ. 1—1909, II—1910.

Поплавская, Г. И. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова. Журн. Русск. Бот. Общ. 9. 1925.

Поплавская, Г. И. Материалы по изучению растительности Крымского Госуд. Заповедника. Москва, 1925. Изд. Главнауки.

Прохоров, Н. И. Материалы метеоролог. станции по изучению климата, почв и растительности Амурской обл. Тр. Амурск. эксп. XIV. 1913.

Раменский, А. Г. К вопросу о количественном учете травяного покрова. Матер. по организ. и культ. кормов. площ. Вып. 12. 1915.

Раменский, А. Г. К методике климатического изучения травяного покрова. Матер. по организ. и культ. кормов. площ. Вып. 12. 1925.

Раменский, А. Г. Исследование лугов. Матер. по ест. ист. исследов. Воронежской губ. Москва. 1918.

Раменский, А. Г. Основные закономерности растительного покрова. „Вестник Опытн. Дела“. Воронеж. 1924.

Ревердатто, В. В. О некоторых новых понятиях в фитосоциологии. „Изв. Томского Отд. Русск. Бот. Общ.“ II. 1927. 1—2.

Сочава, В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. Тр. Бот. Муз. Ак. Наук. XXI. 1927.

Сукачев, В. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира, Олекминск. окр., Якутской обл. Тр. Амурской эксп. 16. 1912.

Сукачев, В. О терминологии в учении о растительных сообществах. Журн. Русск. Бот. Общ. 2. 1917.

Сукачев, В. Об изучении лесных сообществ. „Лесной Журн.“ 1918.

Сукачев, В. и Кушнаренко, В. Растительность долины р. Чу, Семиреченск. обл. Ч. I. Материалы к проекту орошения долины р. Чу. Петроград, 1919.

Сукачев, В. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. Записки Ленингр. С.-Х. Инстит. 2. 1925.

Сукачев, В., Савенкова, А. И. Наливкина, Е. В. Княжедворский луговой стационарный пункт. Матер. по организ. и культ. корм. площ. 14. 1916.

Сукачев, В. Краткое руководство к исследованию типов леса. 1927. Изд. Новой Деревни. Методика изучения лесных ассоциаций, во многих частях общая и с другими ассоциациями. Подробный список литературы, особенно по статистическому изучению растительных ассоциаций.

Талиев, В. Руководство к сознательной гербаризации и ботанич. наблюдениям. 1900.

Танфильев, Г. Главнейшие черты растительности России. Библиот. естествозн. Брокгауза-Эфрона. XXVII. 1903.

Ткаченко, М. Е. Леса Севера. I. Труды по лесному опытному делу. XXV. 1911.

Шенников, А. П. К методике описания растительности при маршрутном бот.-геогр. исследовании. Журн. Р. Бот. Общ. 2. 1917. № 3—4.

Шенников, А. П. Фитосоциология и опытные питомники. Журнал Агрономического Института. I. 1921.

Шенников, А. П. Луга Симбирской губ. Ч. I. Симбирск. 1916.

Шенников, А. П. и Баратынская, Е. П. Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ. „Журн. Русск. Бот. Общ.“, т. 8. 1924 и т. 9. 1925.

Эйтинген, Г. Р. О некоторых биологических проблемах в лесоведении. Журнал „Сельское и Лесное Хозяйство“. Москва. 1922. № 5—6.

Alechin, W. Was ist die Pflanzengesellschaft. Fedde. Repertorium. Beihefte. 1927.

Braun-Blanquet, J. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. St.-Gallen. 1921.

Braun-Blanquet, J. et Pavillard, J. Vocabulaire de Sociologie végétale. 2-te Edition. Montpellier. 1925. (Очень важная работа).

Brockmann-Jerosch und Rübel. Die Einteilung der Pflanzengesellschaften. 1912. (Очень содержательная и важная работа, посвященная растительным сообществам вообще, принципам их установления, номенклатуре и классификации. Содержит главу, специально рассматривающую зависимость распределения растительности от климата).

Cajander, A. K. Wesen und Bedeutung der Waldtypen. Arb. der forstl. Abteil. der Universität Dorpat. № 10. 1927.

Cajander, A. K. and Jlvessalo, Yrjö. Ueber Waldtypen. II. Acta Forestalia fennica. 20. 1922.

Clements, F. Research methods in ecology. 1905. (Обстоятельная книга по методике изучения растительных сообществ).

Clements, F. Plant physiology and ecology. 1907. (Большая часть книги посвящена экологии растений, но содержательны также главы о растительных сообществах и методике их изучения).

Clements, F. Plant succession, an analysis of the development of vegetation. 1916. (Работа, посвященная специально сменам растительных сообществ).

Clements, F. Plant indicators. The relation of plant communities to process and practice. Washington. 1920. (Очень ценная работа, подробный список литературы).

Clements, F. and Goldsmith, G. The phytometer method in ecology. The plant and community as instruments. Washington. 1924.

Clements, F. and Weaver, G. Experimental vegetation. The relation of climaxes to climates. Wash. 1924. (Обе последние работы важны для стационарных работ).

Du Rietz, G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akademische Abhandlung. Upsala. 1921. (Очень важная работа. Богатая литература).

- Du Rietz, G. E. Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. Botan. Notiser. 1924.
- Du Rietz, G. E., Fries, Th. C. und Tengwall, T. A. Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie. Stockh. 1918.
- Du Rietz, G. E., Fries Th. G. und Tengwall, T. A. Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Upsala et Stockholm. 1920.
- Flahault и Schröter. Phytogeographische Nomenklatur. 1911. (Записка, составленная по вопросам номенклатуры в фитогеографии, в том числе и в учении о растительных сообществах к III международному ботан. конгрессу в Брюсселе)
- Gams, H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrshr. Naturf. Ges. Zürich. 63. 1918. (Важная работа с критическим анализом многих вопросов фитосоциологии).
- Gleason, H. A. The structure and development of the plant association. Bull. Torrey bot. Club. 44. New-York. 1907.
- Gorodkov, B. Sur le nomenclature des associations végétales. Изв. Академии Наук. 1926. № 13—14.
- Jlvesalo, Y. Vegetationsstatistische Untersuchungen über die Waldtypen. Asta Fores. Fenn. 20. 1922.
- Jaccard. Lois de la distribution florale dans la zone alpine. Bull. Soc. Vaud. Sc. natur. XXXVIII 1902. (То же на немецком языке в Flora 90. 1920).
- Lundegardh, H. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena. 1925.
- Markgraf, F. Praktikum der Vegetationskunde. Biolog. Studienbücher. IV. Berlin. 1926.
- Moss. The Fundamental Units of Vegetation. „New Phytologist“. IX. 1 и 2. 1920. (Содержательный исторический обзор развития понятия о растительных сообществах и принципов их классификаций).
- Morton, F. von. Vergehen und Werden. Nürnberg. 1924.
- Neger. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie). (Очень обстоятельное изложение экологии растений, весьма полезное для фитосоциолога)
- Paczoski, J. O formacych roslinnych i o pochodzeniu flory poleskiej. „Pam. Fisyogr“. Tom. XVI. 1900.
- Paczoski, J. Szkice fitosocjologiczne. Biblioteka botaniczna. I. Warszawa. 1925.
- Pavillard, J. Controverses phytosociologiques. Montpellier. 1925.
- Pavillard, J. Les tendances actuelles de la Phytosociologie. Archives de Botanique. Bulletin mensuel n° 6. Juin. 1927.
- Raunkiaer, C. Recherches statistiques sur les formations végétales. K. Dansk. Vid. Selsk. Biol. Meddel. I. 3. Kobenhavn. 1918.
- Rubner, K. Die pflanzengeographische Grundlagen des Waldbaus. 2-te Aufl. Neudamm. 1925.
- Rübel, E. Die Entwicklung der Pflanzensoziologie. Vierteljahrsschrift der naturforsch. Gesell. Zürich. LXV. 1920.
- Rübel, E. Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin. 1922. (Важная книга для методики исследований).
- Rübel, E. Betrachtung über einige pflanzensoziologische Auffassungsdifferenzen. Beiblatt z. d. Veröffentlichungen des geobotanischen Instituts Rübel. № 2. 1925.
- Schmied, E. Vegetationsstudien in den Urner Reusstälern. Ansbach. 1923.
- Schimper. A. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 2-te Aufl. 1908. (Выдающееся сочинение по географии растений).
- Sukatschew, W. Ueber die Methoden der Phytosoziologie. Engler's Bot. Jahrb. 60. 1—2. H. 1927.
- Tansley, A. G. The classification of vegetation and the concept of development. Journal of Ecol. 8. 1920.

Tansley, A. G. Practical plant ecology. A guide for beginners in field study of plant communities. London. 1923.

Vierhapper, F. Ueber zwei pflanzensoziologische Streitfragen. Verhandl. d. Zool.-Bot. Ges. in Wien. (Bd. 74—75). Wien. 1925.

Walter, H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschland. Jena. 1927. (Очень важная работа. Использована хорошо новейшая литература, полно цитированная. Много места уделено фитосоциологии).

Wangerin, W. Beiträge zur pflanzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie. Die Assoziation. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte. Bd. XXXVI. Dahlem bei Berlin. 1925.

Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Von E. Warming und P. Graebner. 2-te Aufl. Berlin. 1923.
